



Introducción a la

BIOLOGIA EVOLUTIVA

Editores Marco A. Méndez • José Navarro B.

Introducción a la
Biología Evolutiva

Editores

Marco A. Méndez
LABORATORIO DE GENÉTICA Y EVOLUCIÓN
Facultad de Ciencias
Universidad de Chile

José Navarro B.
LABORATORIO DE CITOGENÉTICA Y GENÉTICA
POBLACIONAL DE VERTEBRADOS
Facultad de Medicina
Universidad de Chile

Primera edición: julio de 2014

Proyecto financiado por:

European Society for Evolutionary Biology
(ESEB) ESEB Outreach Fund: Understanding
evolutionary biology: an initiative to improve
the teaching of evolution in Chilean high schools
www.eseb.org

Proyecto auspiciado por:

Sociedad Chilena de Evolución
(SOCEVOL)
www.socevol.cl

Coordinación editorial, y tipografía: Moisés Valladares
Diseño de la portada: Moisés Valladares
Foto de la portada: Rodrigo Moraga Z. | rmoragaz@natphoto.cl
Siete colores (*Tachuris rubrigastra*)

Santiago, Chile

Prefacio

En Chile, el material didáctico sobre biología evolutiva, para los colegios secundarios, básicos e incluso a nivel universitario es escaso. Por otro lado, el escenario de la enseñanza de la Evolución es deficitario, debido a que la mayoría de las instituciones formadoras de profesores, no están preparadas para la enseñanza de esta disciplina y a la carencia de oportunidades de perfeccionamiento de los profesores en Evolución. Este contexto genera una barrera insalvable que impide a nuestros docentes tener una visión actualizada de la Teoría Evolutiva.

Considerando este escenario es que la Sociedad Chilena de Evolución (SOCEVOL) y la European Society Evolutionary Biology (ESEB), en su misión de generar iniciativas que promuevan el conocimiento de la Teoría de la Evolución, se han unido para generar el libro ***"Introducción a la Biología Evolutiva"***, el que tiene como finalidad presentar de una manera didáctica una visión actualizada de la teoría evolutiva. De este modo, el e-book "Introducción a la Biología Evolutiva" se ha estructurado en tres secciones:

La Sección I: Introducción al pensamiento evolutivo, contiene cinco capítulos generales, cuyo objetivo es dar a conocer porque deberíamos comprender la teoría evolutiva, el origen, historia y evidencias de la vida y la evolución, para terminar con una mirada histórica de la enseñanza de la evolución, desde el inicio de la república de Chile hasta nuestros días.

La Sección II: Microevolución, presenta cuatro capítulos que abordan conceptos que son fundamentales para entender y enseñar la Teoría de la Evolución, el capítulo seis trata el concepto de adaptación, que es y cómo opera la selección natural; en el capítulo siete presenta una visión actualizada de la genética de poblaciones, tema generalmente no enseñado en las universidades y no considerado en textos de educación media. En el capítulo ocho, se trata el tema de la Coevolución, analizando y describiendo las interacciones entre diferentes especies animales y vegetales. Finalmente esta sección termina con un capítulo dedicado a la Evolución Humana, que desarrolla una síntesis histórica y moderna, de la evolución de nuestra especie, desde aspectos taxonómicos hasta la identificación, secuenciación y expresión de genes fundamentales para entender la evolución humana.

La Sección III: Macroevolución, en su capítulo diez aborda con métodos modernos, cómo se pueden establecer relaciones genealógicas entre especies y cómo es posible estudiar en un contexto filogenético la evolución de los rasgos. A continuación el capítulo once, da cuenta de la dificultad que el mundo biológico ofrece para definir que es una especie, concepto fundamental para entender como ocurre el proceso de diversificación del mundo vivo (la formación de especies). El capítulo doce, trata el tópico de la biología evolutiva del desarrollo, analiza las relaciones existentes entre cambio ontogenético y cambio filogenético. Finalmente el último capítulo, trata sobre el Registro Fósil, estableciendo el aporte en general de esta evidencia, en la conformación de la teoria evolutiva. Este capítulo además analiza el conocimiento de los distintos taxa fósiles en Chile.

En la Sección IV: Anexo, hemos considerado el tema más recurrente de los últimos 20 años, El Proyecto Genoma Humano, enfatizando su desarrollo histórico y sus proyecciones. Cada capítulo termina con un Glosario, que en total reúne cerca de 150 términos, constituyendo este un mini diccionario de evolución. La bibliografía es especializada, inevitable para mantener el nivel académico y formativo para los profesores de nuestro país.

Agradecimientos

Quisiéramos agradecer a cada uno de nuestros colegas invitados a escribir los diferentes capítulos y anexo de este *e-book*, lo han hecho con dedicación, compromiso y generosidad. Hay también un equipo de profesionales que ha editado este *e-book* y preparado su lanzamiento. Finalmente no podemos dejar de mencionar que este *e-book* es parte de una de las actividades inherentes a los socios de nuestra SOCEVOL, dar a conocer y colaborar con el proceso educativo de los jóvenes chilenos, la que en comunión con los socios de la Sociedad Chilena de Genética (SOCHIGEN) han hecho posible este texto.

Colaboradores

Jhoann Canto H. Curador Área Zoología Vertebrados. Museo Nacional de Historia Natural. Santiago de Chile.

Hernán Cofré M. Instituto de Biología. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso, Chile.

Gonzalo Collado I. Departamento de Ciencias Básicas, Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío, Chillán, Chile.

Daniel Frías L. Instituto de Entomología. Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación. Santiago de Chile.

Christian Ibáñez C. Laboratorio de Genética y Evolución. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile

Patricia Iturra C. Laboratorio de Citogenética y Genética Poblacional de Vertebrados. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

Juan Jiménez P. Mathematics and Science Education Department. Illinois Institute of Technology. Illinois, USA.

Rodrigo Medel C. Laboratorio de Ecología Evolutiva. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

Marco A. Méndez T. Laboratorio de Genética y Evolución. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

José Navarro B. Laboratorio de Citogenética y Genética Poblacional de Vertebrados. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

María Cecilia Pardo G. Laboratorio de Genética y Evolución. Departamento de Ciencias Ecológicas. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

David Santibáñez G. Facultad de Educación. Universidad Católica Silva Henríquez. Santiago de Chile.

Ángel Spotorno O. Laboratorio de Citogenética Evolutiva. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

Carlos Valenzuela Y. Laboratorio de Epidemiología Genética. Programa de Genética Humana. Instituto de Ciencias Biomédicas (ICBM) Facultad de Medicina. Universidad de Chile. Santiago de Chile.

Índice

Sección I

Introducción al pensamiento evolutivo

Capítulo 1

Explicar la vida, o por qué todos deberíamos comprender la Teoría Evolutiva

Hernán Cofré[§], David Santibáñez[¶], Juan Jiménez[†] y Ángel Spotorno[‡]

[§] Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso
[¶] Facultad de Educación. Universidad Católica Silva Henríquez
[†] Math and Science Education Department. Illinois Institute of Technology
[‡] Facultad de Medicina Norte. Universidad de Chile

Palabras Claves: Cromosoma, Alelo, Hemoglobina, Homocigoto, Heterocigoto, Mutación, Hipótesis, Medicina Evolucionaria, Inmunoglobulinas, Paleolítico.

Introducción

En 1973 uno de los biólogos más destacados de todos los tiempos, Theodosius Dobzhansky, dijo: "nada en biología tiene sentido si no es a la luz de la evolución". Sin embargo, ¿cuántas veces hemos visto una referencia directa a la evolución en un libro de texto que trate distintos temas biológicos como: sexualidad, salud, célula, sistema circulatorio o sistema nervioso? Muy pocas. Como ha propuesto el evolucionista David Wilson (2007), en su libro: "Evolución para todos", no solamente la gente común frecuentemente no cree o no entiende la evolución, sino que son los mismos científicos los que la ven como algo que sirve solo para explicar los dinosaurios, los fósiles y la evolución humana a partir de un ancestro parecido a un simio. Por lo tanto, se hace muy difícil el poder demostrar a la gente común que: "todos deberíamos querer aprender evolución" (Wilson 2007). Y ¿por qué todos deberíamos saber de evolución? Porque al final de cuentas, la evolución es la explicación última de la mayoría de los fenómeno biológicos que conocemos y que influyen

en nuestra vida. La evolución no solo explica la maravillosa biodiversidad pasada y actual, y las increíbles adaptaciones morfológicas, fisiológicas y conductuales de plantas y animales a su entorno, sino que existen evidencias científicas que esta teoría explica también aspectos biológicos, conductuales y sociales de nuestra especie, como por ejemplo: la esquizofrenia, el llanto de los bebés, las expresiones faciales, la visión, la evolución del cerebro, las fobias, la elección de pareja o los sueños (Wilson 2007). Pero, ¿cómo es posible que la evolución pueda explicar cosas tan diferentes como el lenguaje y la risa en los humanos, las migraciones y las conductas de cortejo en aves, la sociabilidad y el altruismo en mamíferos e insectos, la epidemia de enfermedades cardiovasculares en humanos del siglo XXI, y también los homicidios en las grandes ciudades? En este capítulo queremos acercar al lector a la teoría evolutiva de forma sencilla, pero tocando temas esenciales para su comprensión, muchos de los cuales serán revisados en mayor profundidad en otros capítulos de este libro. Por otra parte, daremos ejemplos concretos y cercanos de como la teoría evolutiva sirve para explicar no el **cómo**, sino el **por qué** de muchos de los fenómenos biológicos que vivimos a diario. Finalmente, junto a esta revisión, esperamos aclarar muchos de los mitos que la población tiene sobre qué es la evolución y cómo opera su mecanismo más importante (pero no el único): la selección natural.

Desarrollo

La Teoría de la Evolución y la Selección Natural: comenzar con un ejemplo.

En 1910, un médico de Chicago (USA), James Herrick, atendía a un paciente que presentaba síntomas que no podía relacionar con ninguna enfermedad conocida hasta esa época: anemia, fatiga, dolores en el pecho y el abdomen, hinchazón de manos y pies, gran propensión a infecciones, retardo en el crecimiento, problemas de visión y parálisis facial. Sin embargo, al realizar un examen de sangre y observar los glóbulos rojos, se dio cuenta que gran parte de ellos tenían una forma de hoz anormal, nominándolos como células falciformes. Así, todos esos síntomas y otras fallas fisiológicas más graves eran explicados por esta forma extraña de los eritrocitos, y la consecuente disminución en el transporte de oxígenos a través del cuerpo y hacia las células. En 1923, otros médicos e investigadores demostraron que el fenómeno de formación de células falciformes se hereda como un rasgo autosómico dominante, es decir, un cromosoma distinto a los sexuales (X o Y), lleva el alelo que codifica para una hemoglobina defectuosa. Cuando tanto el cromosoma de la madre, como el del padre llevan este alelo (homocigoto recesivo), la persona presenta la enfermedad y sus graves síntomas. Cuando la persona presenta sólo un alelo que codifica para el defecto (heterocigoto), ella no muestra síntomas de la enfermedad y tiene glóbulos rojos en su mayoría normales. Una década más tarde otros científicos establecieron que el 8% de la población Afroamericana en Estados Unidos era portadora de la enfermedad (heterocigoto). Final-

mente, en los años 50 el Dr. Linus Pauling, explicó que la hemoglobina defectuosa era el resultado de una sola mutación la cual correspondía a una sustitución de un aminoácido en la hemoglobina (ácido glutámico por valina).

Pero, ¿dónde está la Evolución aquí? La primera pregunta evolutiva que uno se puede hacer es: ¿Cómo es posible que una enfermedad tan grave (sin tratamiento, los homocigotos normalmente mueren antes de los 4 años) siga persistiendo en la población humana? Y ¿por qué su prevalencia es casi exclusiva de una parte de la población humana (Afroamericanos) y no en todos los humanos por igual? Hasta aquí, las investigaciones médicas y fisiológicas habían respondido el **cómo** de la enfermedad, pero no el **por qué**. Esta última, es la pregunta evolutiva que se hizo el doctor Anthony C. Allison a raíz de otra pregunta anterior que él estaba estudiando: ¿Cuál es la relación entre las poblaciones africanas y el resto de las poblaciones de la especie humana? Este interés lo llevó a unirse, en 1949, a una expedición por África cuyo principal resultado fue emocionante y perturbador: la Anemia Falciforme presentaba diferentes prevalencias dependiendo del lugar de África donde se obtenía la muestra. En las tribus cercanas a la costa de Kenia o del Lago Victoria, la frecuencia de los heterocigotos excedía al 30%, mientras que en tribus que vivían en las tierras más altas o más áridas en Kenia la frecuencia era menos del 1%. Esto llevó a Allison a hacerse nuevas preguntas: ¿Cómo es posible que exista una frecuencia tan alta para el heterocigoto de una enfermedad que es letal para la mayoría de los individuos que la presentan?¿Por qué existen diferentes frecuencias en diferentes lugares? En este punto el lector podría preguntarse, ¿podría generar una hipótesis que explique este patrón geográfico de diferencias?

La hipótesis que propuso Allison estuvo a la altura del desafío: "*los individuos heterocigotos tiene una ventaja selectiva por sobre los individuos normales, ya que la presencia de células falciformes les confiere resistencia a la Malaria*". Esta hipótesis permitía inferir una predicción fácil de poner a prueba: *La prevalencia de Anemia Falciforme debe relacionarse directamente con la presencia de la Malaria*. La Malaria es una enfermedad transmitida por mosquitos y causada por un parásito protista unicelular del género *Plasmodium*. Una persona que contrae Malaria suele manifestar síntomas como fiebre, dolores musculares y náuseas, y en su versión severa, los pacientes pueden experimentar confusión, anemia grave, dificultad para respirar, e incluso pueden caer en estado de coma. Cuando un mosquito que lleva un parásito pica a un humano, el parásito se transmite al torrente sanguíneo hasta el hígado, donde se reproduce asexualmente en células de ese órgano y en los glóbulos rojos. Para poner a prueba su hipótesis, Allison relacionó ambas variables: prevalencia de Anemia Falciforme vs. presencia de Malaria. Sus resultados mostraron gran equivalencia entre regiones con Anemia y Malaria. Allison también demostró que los niños heterocigotos para Anemia Falciforme que presentaban Malaria, tenían un recuento de parásitos mucho menor de lo que se encontraba en niños enfermos de Malaria que no presentaban Anemia Falciforme.

Años más tarde, se demostró que la presencia de células falciforme limita la multiplicación del protista en los individuos infectados con Malaria. Además, Allison predijo que esta relación debería darse en todos los lugares del mundo donde hubieran poblaciones expuestas a Malaria, lo cual se ha confirmado en India, Europa oriental e incluso Brasil.

El mensaje final de esta investigación es que la población humana está expuesta a la selección natural como cualquier otra especie (Allison 2002). Es decir, en una población donde existe *variabilidad* en el genotipo: individuos sanos, heterocigotos para células falciformes, o que presentan la enfermedad (homocigotos recesivos), un factor ambiental, en este caso la Malaria (que opera como parte de la *presión selectiva*), permite que a ciertos individuos de la población, en este caso los heterocigotos, les "vaya mejor" que a los otros (los enfermos de Anemia Falciforme se ven desfavorecidos por esta enfermedad y los sanos para la Anemia se ven desfavorecidos por los efectos de la Malaria). Así, los heterocigotos *sobreviven más y se reproducen más* que los otros, lo que explica que en lugares con alta presencia de Malaria, los heterocigotos sean más del 30% de la población. En Chile existen muy pocos ejemplos de personas con Anemia Falciforme (Ugalde *et al.* 2011), pero el aumento de las migraciones desde países vecinos podría aumentar su presencia, especialmente desde poblaciones afroamericanas de Centroamérica y Brasil (Vásquez-de Kartzow 2009).

¿Existen otros ejemplos de selección natural en humanos o el caso de la Anemia Falciforme es sólo una excepción? En el Cuadro 1 se puede encontrar información sobre el fenómeno de la intolerancia a la lactosa, algo que nos toca directamente ya que todos los pueblos originarios de América tienen una muy baja capacidad de digerir esta azúcar en la vida adulta. En la siguiente sección además, se pueden encontrar ejemplos de cómo la evolución explica el **por qué** de muchas enfermedades y características propias de nuestra especie.

¿Cómo funciona el poder explicativo de la teoría evolutiva en Biología?

Para una cabal comprensión del tema, es preciso aclarar previamente una extendida pero lamentable confusión del significado de los conceptos "teoría" e "hipótesis". En el lenguaje común, ambos se utilizan habitualmente como equivalentes. Sin embargo, en el lenguaje científico son totalmente distintos en su naturaleza y en su grado de veracidad. Una hipótesis científica se puede definir como una explicación plausible y tentativa a una pregunta o problema. Por otro lado, el mismo Darwin definió como ley a "la sucesión de hechos, en cuanto son conocidos con seguridad por nosotros". Hoy en día se reconoce a una ley como una expresión de relaciones constantes o invariantes entre dos o más variables; por ejemplo, ley de gravedad. Cuando dos o más leyes generales son conectadas o articuladas entre sí, los científicos llaman teoría a ese conjunto de proposiciones bien verificadas; por ejemplo, teoría gravitacional, teoría de la relatividad. Por lo tanto, en ciencias, hay una diferencia enor-

me entre hipótesis y teoría. De manera similar, la teoría de la evolución, puede ser definida como un conocimiento científico sólido el cual incluye varias leyes y desde el cual se pueden derivar diferentes hipótesis específicas, las que pueden ser puestas a pruebas a través de la evaluación de diferentes predicciones. Es importante señalar que para Ernst Mayr (2001) y varios otros autores (ver por ejemplo Spotorno 2012), es posible reconocer al menos dos grandes teorías dentro del pensamiento evolutivo: la teoría de la selección natural y la teoría de descendencia con modificación (Fig. 1).

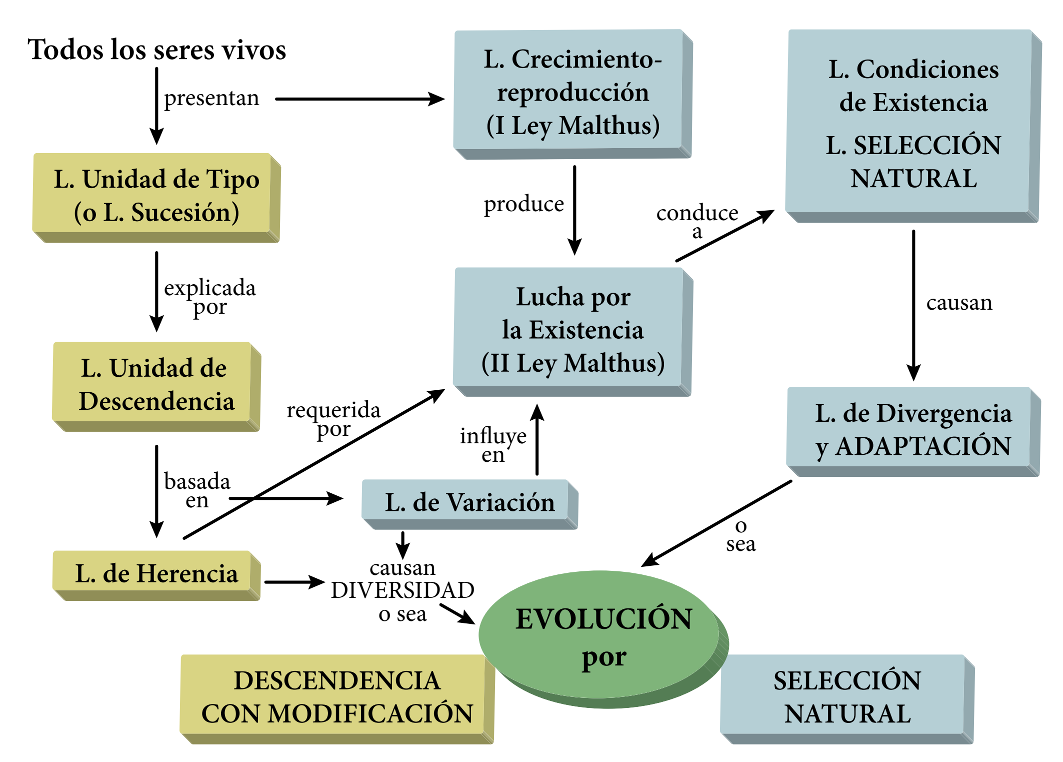


Figura 1. Mapa conceptual conectando las leyes de Darwin en las dos grandes teorías de Evolución (modificado de Spotorno 2012).

Veamos dos ejemplos, uno enfocado en cada una.

El sistema conceptual de la Selección Natural permite poner a prueba hipótesis sobre fenómenos naturales específicos. Por ejemplo, en especies de primates donde la hembra se aparea con múltiples machos, el esperma de los individuos "compite" por fecundar al óvulo. Si existe variabilidad en el rasgo (cantidad de esperma), si éste se transmite (hereda), y si éste confiere mayor descendencia en relación al resto de las variantes (mayor cantidad de esperma mayor probabilidad de tener progenie), se espera que la selección natural favorezca ese rasgo, en este caso la cantidad de esperma. De esta forma, se genera la hipótesis que en especies de primates polígamos los machos tienen grandes cantidades de esperma para aumentar su probabilidad de paternidad. De esta hipótesis se pueden desprender predicciones, como que: en especies de mismo tamaño corporal, aquellas que son polígamas poseen un tamaño de testículos (medida indirecta de la cantidad de esperma), mayor que las especies

monógamas del mismo tamaño los cuales no compiten por fecundar el óvulo. Esta predicción ha sido corroborada en estudios empíricos correlacionales tomando en cuenta todas las especies de primates conocidas (Futuyma 2009).

En cuanto a la Teoría de Descendencia con Modificación, existe un ejemplo clásico, el cual involucra a un sistema de ideas que incluso no involucra el mecanismo de selección natural como parte principal del cambio evolutivo. Lynn Margulis, una brillante bióloga norteamericana, publicó en 1967, el origen endosimbiótico de la célula eucarionte; postulaba que las mitocondrias eran originalmente bacterias independientes que se habían incorporado a otros procariontes y alcanzado una supervivencia conjunta. Hoy en día se acepta a las cianobacterias como el grupo más emparentado de los cloroplastos, con los que compartirían un ancestro común, y también a las bacterias púrpuras como el grupo hermano de las mitocondrias (Futuyma 2009). La propuesta endosimbiótica, adquiere una inesperada relevancia para explicar uno de los grandes misterios de la medicina: el Síndrome de respuesta inflamatoria postraumático. El trauma produce con frecuencia un Síndrome de respuesta inflamatoria (SIRS) muy similar al inducido por las substancias liberadas por bacterias en las infecciones generalizadas (sepsis), las cuales activan las células del sistema inmune. En el trauma, se liberan otros elementos endógenos que producen una inflamación similar. Uno de los misterios de porqué el organismo no reconoce a estas moléculas endógenas como propias pudo explicarse a través de la teoría endosimbiótica. En una investigación publicada en la prestigiosa revista Nature (Zang *et al.* 2010), se evaluó la hipótesis de que esas moléculas endógenas fueran producto de la liberación de material mitocondrial a la circulación, producto de la destrucción de células del organismo. Dado que las mitocondrias son originariamente bacterias endosimbióticas (teoría de la descendencia con modificación) que conservan su ADN ancestral, la liberación de ese material produciría una respuesta similar a la de las bacterias en las infecciones. Los autores confirmaron que los niveles circulantes de ADN mitocondrial en pacientes que habían padecido trauma grave eran miles de veces mayores a lo normal, y pudieron reproducir SIRS inyectando material mitocondrial hepático propio en ratas.

En resumen, el pensamiento evolutivo actual es un potente sistema de ideas que puede explicar una gran diversidad de fenómenos biológicos poniendo a prueba hipótesis específicas con datos empíricos concretos. De hecho, casi todos los biólogos actuales lo consideran el mayor y fundamental principio unificador de todas las ciencias biológicas, usualmente disgregadas en sus desarrollos particulares.

¿Cómo nos afecta la evolución en nuestra vida cotidiana?

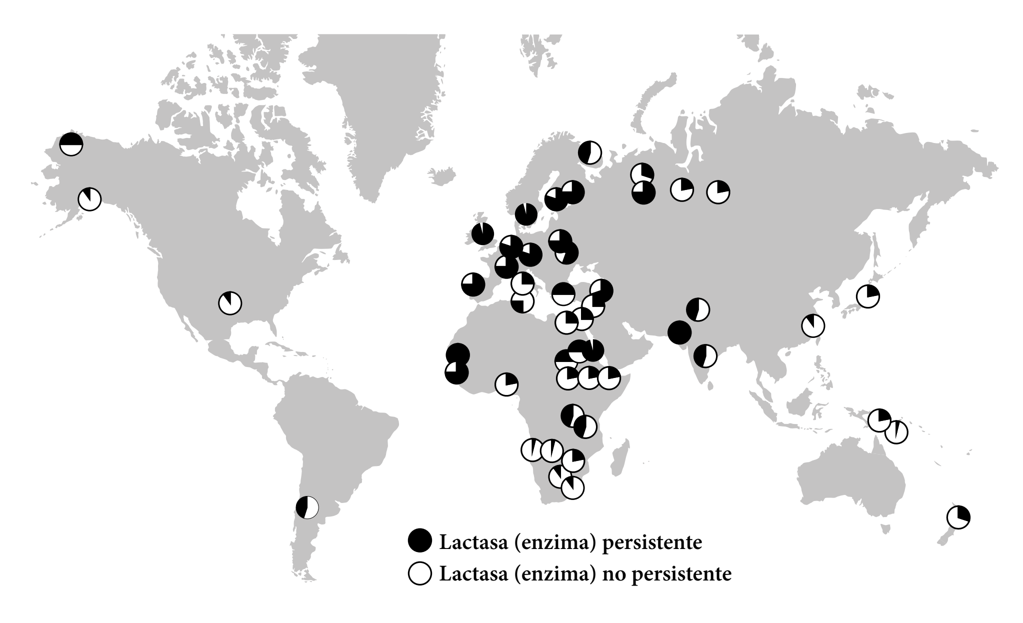
Muchas de las características de nuestra especie se pueden explicar por nuestra historia evolutiva (Spotorno 2013). Hoy en día, tanto la Medicina Evolucionaria (Spotorno 2005;

Tajer 2010), como los estudios en Comportamiento Humano (Cartwright 2008), son disciplinas cuyo marco conceptual se basa en las dos teorías evolutivas recién revisadas (Fig. 1). En términos médicos, a partir de la teoría de descendencia con modificación se reconstruyen las historias evolutivas del linaje humano y sus patógenos, así como sus consecuencias para la salud y las enfermedades. Por otra parte, a partir de la teoría de selección natural, se desarrollan las consecuencias dinámicas de la selección natural y sus productos: adaptaciones, mal adaptaciones, vulnerabilidades, restricciones y sesgos, tanto en humanos como en sus patógenos, y en el resultado de sus interacciones. Pero veamos a qué nos referimos con algunos ejemplos concretos.

Cuadro 1. Cuadro explicativo de la evolución de la intolerancia a la lactosa. El mapa ha sido modificado de material interactivo disponible en el sitio web del Howard Hughes Medical Institute (www.hhmi.org).

Intolerancia a la lactosa y evolución humana

La intolerancia al azúcar de la leche (lactosa) fue originalmente descrita como una enfermedad que padecían unos pocos adultos. A estas personas les hace mal la leche, porque les produce dolores abdominales y diarrea intensa. Sin embargo, alrededor de 1980 comenzaron a describirse varias poblaciones donde el porcentaje de intolerantes era mayoritario. De hecho, la mayoría de los seres humanos la desarrollan a partir de los 4 o 5 años de edad, cuando la enzima lactasa desaparece del intestino delgado (no persistencia de lactasa). Por contraste, los tolerantes a lactosa tienen un gen regulador en el cromosoma 2 que hace que esta enzima persista en adultos (persistencia de lactasa). Actualmente, se sabe que las poblaciones humanas varían con respecto a los porcentajes de persistentes-no persistentes, como se puede observar en el mapa adjunto. Se ha inferido que la no persistencia es probablemente el rasgo ancestral, ya que nuestros parientes más cercanos como chimpancés y gorilas también son intolerantes en edad adulta. De esta forma, el rasgo de persistencia de lactasa en adultos es derivado, y probablemente reciente. El predominio de persistentes en el norte de Europa sugiere también el lugar de origen y expansión de esta particular mutación. La hipótesis anterior es consistente con datos arqueológicos recientes, los cuales han demostrado el consumo de leche de vacunos en la cultura Funnel Beaker entre los años 6000 y 5000 AP (Antes del Presente), probablemente uno de los primeros criadores de vacunos. Sin embargo, algo más interesante aun es que el análisis genético de 8 individuos de la misma región pero más antiguos aún (entre 7000 y 7500 AP) reveló la ausencia de esta mutación, ahora predominante en sus probables descendientes. Por lo tanto, el consumo masivo de leche (y lactosa) habría sido el factor adaptativo que seleccionó y expandió esta mutación hasta sus altas frecuencias en las poblaciones actuales del norte de Europa. Una evidencia adicional y aún más interesante es que poblaciones africanas de criadores de vacunos presentan una mutación distinta pero con la misma consecuencia: persistencia de la lactasa (Bersaglieri et al., 2004). Este ejemplo es uno de los pocos casos documentados en que una innovación cultural (consumo de leche) ha sido capaz de modificar rápidamente (menos de 10 mil años) la frecuencia de un rasgo biológico hereditario como es la intolerancia a la lactosa.



La obesidad se ha considerado una enfermedad en términos de diferencias individuales: genes, crianza, estilo de vida actual. Estos factores explican el **cómo** una persona llega a ser obesa y otra no. Sin embargo, con las alarmantes proporciones actuales de obesidad en ciertos países, es necesario plantearnos la pregunta evolutiva: **¿por qué** nuestro organismo está diseñado para comer demasiado y realizar poco ejercicio? Simplemente, porque nuestro organismo evolucionó bajo condiciones diferentes de las actuales. En el Paleolítico, las condiciones ambientales de hambrunas favorecieron el éxito de aquellos individuos con mejor apetito y mayor capacidad de acumular grasas en períodos de bonanza. En las condiciones naturales de la sabana africana, grasas, azúcares y sal son escasos, y consumirlos hasta el hartazgo fue una tendencia adaptativa. En las condiciones modernas de producción industrial, se ofertan cantidades ilimitadas de estos alimentos precisamente porque los preferimos en forma natural. Por otro lado, nuestros ancestros cazadores-recolectores realizaban largas caminatas para obtener alimentos, con gastos energéticos que desfavorecían la acumulación de grasa corporal. Esta hipótesis evolutiva que explica la obesidad, nos permite predecir que poblaciones humanas que mantengan estilos de vida similares a los del paleolítico deberían tener índices de obesidad significativamente menores a los de la población moderna. Esto es lo que se observa en las tribus africanas actuales de cazadores recolectores, las que presentan índices de masa corporal (peso/ altura al cuadrado) de 19 y colesterol circulante (mg/dL) de 121, en contraste con los respectivos 26 y 204 característicos de las sociedades industriales. En síntesis, uno podría pensar que nuestro cuerpo está diseñado para comer lo que hace bien para la salud, y para hacer el ejercicio necesario para mantenernos saludables, sin embargo esto resulta verdadero sólo bajo las condiciones del paleolítico. En condiciones modernas, el resultado de nuestras tendencias naturales es ateroesclerosis y obesidad; lo que fue adaptativo, ahora es mal adaptativo. Otros ejemplos similares a éste, en términos de enfermedades y características de nuestra especie se pueden encontrar en la Tabla 1.

Tabla 1. Algunas enfermedades y características de la especie humana y su explicación evolutiva.

Enfermedad o Rasgo Biológico	Explicación Evolutiva
Hipertensión arterial	En un principio la sal era un recurso escaso y tenía un importante rol en el control de la presión arterial. En este contexto, algunos seres humanos desarrollaron al azar (mutaciones) mecanismos internos que permitían obtener sal, favoreciendo asi la sobrevivencia. Hoy en día, la sal no es escasa por lo tanto, estos mecanismos sobre reaccionan induciendo una mayor incorporación de sal y, como consecuencia, elevando la presión arterial.
Bajo peso al nacer y enfermedad cardiovascular	El hambre durante la gestación produce una modificación sostenida de las pautas metabólicas del feto. En el pasado, ante la escasez, los individuos que normalmente expresaban más ciertos genes ahorradores tendieron a sobrevivir más, ya que el feto mal nutrido se preparaba biológicamente para un contexto pobre en alimentos. En la actualidad, esta respuesta se traduce en mayor obesidad en la vida adulta, en mayor obesidad, mayor concentración de colesterol y alteración de la coagulación con un claro riesgo de enfermedades coronarias.
Menopausia	En el pasado, la maternidad implicaba un riesgo para las madres y los bebés humanos, y además implicaba menores oportunidades de cooperación entre generaciones dentro de los grupos familiares. Por lo tanto, mujeres que naturalmente (por alguna mutación al azar) tuvieran una limitación en la cantidad de embarazos, sobrevivieron más y fueron capaces de cooperar más. Hoy en día, los riesgos de tener un hijo son mínimos, sin embargo este mecanismos continua activo limitando la maternidad, pero a su vez favoreciendo la cooperación entre generaciones.

Enfermedad o Rasgo Biológico	Explicación Evolutiva
Miedo	En el pasado, ante una situación de amenaza, como el ataque de depredadores, algunos humanos de forma azarosa presentaron características biológicas de respuesta como la inmovilización, palidez disminuyendo el flujo térmico, o la piloerección que los hacia ver más grandes. Como estos rasgos aumentaron la supervivencia de dichos individuos, éstos se mantuvieron en el tiempo. Sin embargo, en la actualidad estos mecanismos pueden sobreactuar ante situaciones de peligro no reales que inducen el miedo como ver una película de terror o enfrentarse a un examen.
Menstruación y protección contra patógenos	La fecundación interna, como en mamíferos, asegura el ingreso de espermatozoides por medio de la cópula, pero también permite el ingreso de patógenos. Por esta razón, aquellas mujeres que desarrollaron al azar alguna característica que les permitió protegerse contra estos patógenos, al pasar el tiempo sobrevivieron más y aumentaron su representación en la población. En la especie humana este mecanismo es el de la menstruación.
Insuficiencia cardiaca	En el pasado, tras la pérdida de sangre por algún trauma, algunos humanos desarrollaron al azar, mecanismos que les permitieron retener agua y sal para mantener el volumen sanguíneo y así tener niveles adecuados de presión arterial, otorgándoles una ventaja para la sobrevida. Hoy en día, estos mecanismos sobre reaccionan en personas con insuficiencias cardiacas quienes tienden a retener agua y sal generando un incremento en la presión arterial favoreciendo un mal funcionamiento cardiaco.

En cuanto a la evolución del comportamiento humano, en los últimos 30 años ha crecido la evidencia que muestra que muchas conductas se pueden explicar en términos adaptativos, sean estas "positivas" o "negativas" desde un punto de vista moral o cultural. La lista es larga e incluye rasgos como el miedo (Tabla 1), la conducta homicida, los celos, el altruismo o la risa (Cuadro 2).

Cuadro 2. Historia evolutiva y función adaptativa de la risa y el humor en la especie humana.

Risa, humor y evolución humana

Existe claridad de que la risa es una conducta que compartimos con nuestros parientes simios, y que de hecho existe en el género Homo hace algunos millones de años. Este último dato, junto a su caracterización empírica (existe de forma espontánea en infantes, se ha descrito a través de todas las culturas, desaparece en individuos con ciertas enfermedades) sugiere que todo ser humano normal esta genéticamente predispuesto a producir y percibir la risa (Gervais & Wilson 2005).

Pero la risa y el humor no son lo mismo. El humor es el proceso cognitivo que frecuentemente subyace, pero que no necesariamente, lleva a la risa. La risa, en tanto, puede dividirse en dos: aquella que es espontánea (convulsión que puede ser provocada tanto por un estímulo cognitivo humorística como generada físicamente por simples cosquillas) y la que es deliberada o producida conscientemente. ¿Pero qué podría hacer de la risa y el humor una adaptación? Existen varias hipótesis acerca de los beneficios que podría representar la risa asociada al humor. Sobre todo la risa es una conducta placentera. En términos netamente biológicos, se ha descrito que la risa también puede fortalecer el sistema inmunológico y el estado de ánimo. Sin embargo, sus mayores beneficios son en términos sociales. Por ejemplo, se sabe que la risa se usa frecuentemente para manejar situaciones sociales complicadas y también es habitualmente utilizada durante el cortejo. Otras ventajas de reírse y generar risas en los pares son: mejorar el estatus propio dentro del grupo, disminuir el estatus de individuos particulares (reírse de) y generar un estatus mejor de un grupo de individuos, o lo que se podría decir que propicia la camaradería y la unidad del grupo. Es decir los científicos proponen que la risa tiene como principal objetivo propiciar la cooperación entre individuos. Alguien que se ríe debería ser un igual que está listo y dispuesto a cooperar. Por otro lado, la mayoría de los investigadores de la risa están de acuerdo que esta conducta no solo mejora la reproducción y sobrevivencia de los individuos, sino también del grupo en el cual existe mayor presencia de eventos de risa y humor (Gervais & Wilson 2005), por lo que la selección natural podría actuar a estos dos niveles: individual y grupal. Finalmente, estudios antropológicos y filogenéticos han llevado a proponer una historia evolutiva de la risa al igual como se puede hacer con otros rasgos morfológicos o conductuales.

En el comienzo (6.5 millones de años atrás) existió una proto risa, similar a las conductas faciales de otros simio, luego (4–2 m.a.a.) aparece la risa espontánea asociada al bipedalismo y otros cambios faciales y se asocia a la comunicación del juego como un acto reflejo a una situación incongruente no seria en ambientes de seguridad social (proto humor). Finalmente (ya en los últimos miles de años), y asociada al lenguaje, se origina la risa voluntaria y el humor asociados a comportamientos sociales más complejos.

Por ejemplo, teniendo en cuenta que la selección natural favorecerá a aquellos individuos que se reproduzcan y sobrevivan más, uno podría esperar que los individuos tiendan a aumentar la eficiencia de la reproducción, lo cual puede explicar conductas como la infidelidad y fenómenos como el divorcio. Hombres y mujeres tienen riesgos y gastos de energía diferentes en términos de la reproducción y el cuidado parental. Las mujeres tienen la certeza de la maternidad, mientras que los hombres no, y por otro lado el hombre gasta muy pocos recursos en la reproducción, mientras que la mujer invierte mucho más, aunque en el cuidado parental el gasto puede ser incluso mayor para el hombre si es que es él (al menos desde el Paleolítico hasta un par de siglos atrás) quien provee la mayor cantidad de recursos alimenticios. Estos rasgos diferentes entre sexos generan varias hipótesis y predicciones en términos de conductas de pareja, las cuales se han corroborado con estudios empíricos. De esta forma, estudios psicológicos han mostrado que los hombres toleran menos la infidelidad sexual que la emocional de sus parejas (¡la primera pone en riesgo su paternidad!), mientras que en las mujeres es a la inversa (¡la segunda pone más en riesgo la inversión de recursos!). Lo mismo pasa con los motivos que se dan para el divorcio, en los cuales la infidelidad sexual es más común en hombre, mientras que la violencia y mal comportamiento es mayor para las razones que dan las mujeres (aquello que representa una amenaza para los hijos). Por otro lado, se ha demostrado que las mujeres tienden a divorciarse a más temprana edad que los hombres (a los 25 años el 90% de los divorcios en algunos países de Europa son pedidos por las mujeres); esto es predecible debido al menor tiempo reproductivo de que disponen en comparación con los hombres. Otro tema interesante de explicar en términos evolutivos son las estrategias de unión que presenta nuestra especie. ¿Es la unión de pareja un producto de la sociedad actual o una característica ancestral de nuestra especie? Al igual que en muchas especies de mamíferos, en la especie humana es la mujer la que limita la reproducción de los hombres. Esto sumado al extendido cuidado parental, el cual es más igualitario que en muchas especies de primates, y la necesidad de los machos de estar seguro en su paternidad, hacen altamente probable que el sistema de pareja original de nuestra especie sea muy similar a la monogamia o poligamia moderada (ya sea aceptada o furtiva) que hoy vemos en muchas sociedades occidentales. Existen estudios antropológicos que muestran que muchas culturas ancestrales presentan monogamia o poligamia moderada (solo algunos hombres pueden tener varias parejas). Esto se correlaciona con otras características; como el tamaño mayor de hombres sobre mujeres, lo cual sugiere disputa por las hembras, y un tamaño testicular menor que especies promiscuas (como chimpancés) y mayor que en especies poligámicas de un macho como los gorilas.

Otro tema ampliamente estudiado en la evolución del comportamiento humano es la elección de pareja, y el atractivo que producen ambos sexos hacia el opuesto. ¿Por qué una mujer elige a un hombre, o por qué una mujer le parece atractiva a un hombre? Existen muchas hipótesis (tanto evolutivas como culturales), pero algunas de ellas han acumulado

bastante evidencia en los últimos años. Por ejemplo, se ha descrito que independiente del sexo, los rasgos físicos que hacen atractivo a una pareja pueden estar relacionados con la heterocigosidad del individuo y con la fortaleza de su sistema inmune. Dentro de este último rasgo, se ha demostrado que los hombres que son más susceptibles a patógenos (son enfermizos) no pueden tener niveles altos de testosterona (conocido supresor del sistema inmune), lo que repercute en un menor desarrollo de pómulos y barbillas prominentes durante la pubertad, características usualmente relacionadas con el atractivo masculino (Gangestad & Buss 1989). Por otro lado, mujeres de caderas anchas y cintura ceñida, las cuales usualmente son consideradas atractivas por los hombres, presentan diversas características relacionadas con la fecundidad y una buena salud, tales como: ciclos menstruales más regulares, menores riesgos de enfermedades como cáncer de mama y ovario, y también de dolencias cardiovasculares (Cartwrigth 2008). En cuanto a la heterocigocidad, se ha demostrado que las personas encuentran más atractivos a los individuos que presentan rasgos faciales simétricos, lo cual está relacionado con caracteres heterocigotos, con la consiguiente menor probabilidad de presentar alelos deletéreos en el caso de individuos homocigotos recesivos.

Conclusiones

En estas últimas palabras quisiéramos explicitar el sentido que ha tenido la elección de los diferentes temas tratados en el capítulo. El principal objetivo de nuestra revisión ha sido mostrar evidencia de que la evolución está en todas partes, incluso en nuestra historia. La evolución es un hecho que no es discutido en Biología. Por otro lado, sus mecanismos también son ampliamente aceptados, aunque no siempre bien comprendidos. Y ese ha sido el segundo objetivo de estas líneas: mostrar que los mecanismos de la evolución son fácilmente aplicables y posibles de evaluar con datos empíricos. Hemos querido explicar que los ingredientes principales de la evolución son: la variabilidad de las poblaciones, un ambiente que cambia afectando diferencialmente a los individuos con características heredables, y que esa interacción produce reproducción y sobrevivencia diferencial. El manejar estos mecanismos nos debería dar la posibilidad de explicar cualquier fenómeno biológico que este situado dentro del marco que supone la evolución. La coloración de la piel, la posibilidad de ver en forma tridimensional, nuestra capacidad de aprendizaje, la dieta, el potencial deportivo, el volumen pulmonar, el riesgo de resfriarse o la capacidad para sanar, todas son condiciones que han adquirido su actual condición (y seguirán modificándose en el futuro), producto del proceso evolutivo. La evolución sin embargo, no sabe lo que es bueno o lo que es malo. Hasta donde sabemos, cada individuo tiene la capacidad de variar su aspecto dentro de un rango espacial (una misma planta es diferente si está a la luz o a la sombra) y temporal (un ratón cambia su pelaje según la estación del año), pero no puede transmitir a su descendencia la gran mayoría de estos cambios. Es decir la evolución no se produce por necesidad, ni por una fuerza misteriosa que lleva al organismo hacia la perfección.

Por otra parte, hemos querido mostrar que la investigación en evolución es mucho más que el análisis de los fósiles y de la observación maravillada de las adaptaciones actuales de plantas y animales. Hoy en día existen múltiples ejemplos de estudios multidisciplinarios (paleontológicos, morfológicos y moleculares) en los cuales se demuestra el valor adaptativo de diferentes rasgos (como individuos con ciertos rasgos presentan mayor adecuación biológica que otros sin ellos) su cambio en el tiempo (muchas veces en sólo miles de años y no en millones) e incluso la base genética de las mutaciones que han dado origen a los cambios en los caracteres. Ejemplos sobresalientes de este tipo de estudios son los realizados en los peces espinoso de agua dulce (*stickleback* en inglés, del género *Gasterosteus*) en lagos del Hemisferio Norte y aquellos que involucran a la laucha del género *Chaetodipus* (*rock pocket mice* en inglés). En ambos casos se ha descrito la base molecular de las adaptaciones de las especies a nuevos ambientes colonizados en los últimos miles de años (Nachman *et al*. 2003, Jones *et al*. 2012). La evolución no está en tela de juicio. No es una idea especulativa, ni está a la espera de una "demostración definitiva". La evidencia ya la conocemos, es consistente, avalada por toda la comunidad científica y es efectivamente la base sobre la cual descansa una parte significativa, sino todo el conocimiento biológico de nuestros días.

Agradecimientos

Los autores agradecen la gentil invitación de los editores a colaborar con este capítulo en la realización de este libro. Esta colaboración fue posible gracias al proyecto FONDECYT 1131029 sobre enseñanza y comprensión de la Teoría Evolutiva a HC.

Glosario

Alelo: Es cada una de las variantes que puede poseer un gen y que pueden manifestarse o "expresarse" bajo ciertas condiciones dependiendo si este es dominante o recesivo. La dominancia de uno de los dos alelos significa la expresión del carácter, por otra parte la no expresión del gen dependerá exclusivamente de la presencia de dos alelos recesivos.

Cromosoma: Son estructuras que se encuentran principalmente en el núcleo de las células y que transportan fragmentos largos de ADN. El ADN, o acido desoxirribonucleico, es el material que contiene los genes y es el pilar fundamental del cuerpo humano. Los cromosomas también contienen proteínas, llamadas histonas.

Gen: Es un segmento de ADN. Los genes le dicen al cuerpo cómo producir proteínas específicas. En cada célula del cuerpo humano hay aproximadamente 30,000 genes y juntos constituyen el material hereditario para el cuerpo humano y la forma como funciona. La composición genética de una persona se llama

genotipo.

Hemoglobina: Es una proteína compleja presente en los glóbulos rojos también llamados eritrocitos. Su principal función es el trasporte de oxígeno y dióxido de carbono a nivel sanguíneo.

Heterocigoto: Organismo que posee dos copias diferentes de un mismo gen para un rasgo dado en los dos cromosomas correspondientes.

Hipertensión arterial: La hipertensión arterial es la elevación persistente de la presión arterial por encima de los valores establecidos como normales por consenso. Se ha fijado en 140 mm Hg para la presión sistólica o máxima y 90 mm Hg para la presión diastólica o mínima.

Hipótesis: Es una idea o proposición sobre el mundo natural que puede ser comprobada por medio de observaciones o experimentos. Con el fin de ser considerado científica, las hipótesis deben ser evaluadas y verificadas.

Homocigoto: Organismo que posee dos copias idénticas de un mismo gen para un rasgo dado en los dos cromosomas correspondientes.

Medicina Evolucionaria: el estudio de las consecuencias dinámicas y rápidas de la selección natural sobre las adaptaciones del linaje humano y sus patógenos, así como la reconstrucción de sus historias evolutivas y sus consecuencias para la salud y la enfermedad.

Mutación: Es una alteración producida en la estructura o en el número de los genes o de los cromosomas de un organismo vivo. Esta alteración produce un cambio en la información genética que se puede manifestar súbita y espontáneamente e incluso transmitir o heredar a la descendencia.

Paleolítico: Período cultural de la Edad de Piedra que comienza con las primeras herramientas de piedra desconchadas, hace unos 750.000 años, hasta el comienzo del período Mesolítico, hace unos 15.000 años.

Bibliografía

Allison A. 2002. The Discovery of Resistance to Malaria of Sickle-cell Heterozygotes. *Biochemistry and Molecular Biology Education* 30 (5): 279–287.

Dobzhansky T. 1973. Nothing in Biology makes sense except in the light of evolution. *The American Biology Teacher*: 125–129.

Bersaglieri T., P.C. Sabeti, N. Patterson, T. Vanderploeg, S.F. Schaffner, J.A. Drake, M. Rhodes, D.E. Reich & J.N. Hirschhorn. 2004. Genetic Signatures of Strong Recent Positive Selection at the Lactase Gene. *American Journal of Human Genetics* 74:1111–1120.

Cartwright J. 2008. *Evolution and human behaviour*. Segunda Edición. The MIT Press, Cambridge, Massachusetts.

Futuyma D. 2009. *Evolution*. Sinauer Associates. Segunda Edición. Sinauer.

Gangestad S.W. & D.M. Buss. 1989. Pathogen Prevalence and Human Mate Preferences. *Ethology and So-*

ciobiology 14: 89–96.

Gervais M. & D.S. Wilson. 2005. The evolution and functions of laughter and humor: a synthetic approach. *The Quarterly Review of Biology* 80(4): 3395–430.

Jones F.C. *et al.* 2012. The genomic basis of adaptive evolutionin threespine sticklebacks. *Nature* 484:55–61

Leonard W.R. 2003. Food for thought. Dietary change was a driving force in human evolution. *Scientific American* 13: 64–71.

Mayr E. 2001. *What evolution is*. Basic Books, New York, USA.

Nachman M.W., H.E. Hoekstra & S.L. D'Agostino. 2003. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *PNAS* 100 (9): 5268–5273.

Ugalde D., G. Conte, H. Ugalde, G. Figueroa, M. Cuneo, M. Muñoz & J. Mayor. 2011. Hematoma subcapsular esplénico en paciente portador de rasgo Falciforme. *Revista Médica de Chile* 139: 1192–1195.

Spotorno A. 2005. Medicina evolucionaria: una ciencia básica emergente. *Revista Médica de Chile* 133: 231–240.

Spotorno A. 2012. Orígenes y conexiones de las leyes de la evolución según Darwin. pp 21–42. En A. Veloso y A. Spotorno (eds.) *"Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile"*. Ed. Universitaria, Santiago de Chile.

Spotorno A. 2014. Genética, Evolución y evolución humana. En *Genética Humana*. S. Berríos (ed.). Edit. Mediterráneo, Santiago, Chile (en prensa).

Tajer C.D. 2010. Medicina evolucionista y problemas cardiovasculares. *Revista Argentina de Cardiología* 78 (6): 533–539.

Vásquez D.E. & R. Kartzow. 2009. Impacto de las migraciones en Chile. Nuevos retos para el pediatra. ¿Estamos preparados? *Revista Chilena de Pediatría* 80 (2): 161–167.

Wilson D.S. 2007. *Evolution for everyone*. Bantam Dell. New York.

Zhang Q. *et al.* 2010. Circulating mitochondrial DAMPs cause inflammatory responses to injury. *Nature* 464: 104–8.

Capítulo 2

El origen de la vida

Gonzalo Collado

Departamento de Ciencias Básicas,
Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío

Palabras Claves: Big Bang, fósil, era precámbrica, atmósfera primitiva, sopa primitiva, evolución prebiótica, coacervados, protenoides, ADN, ARN, aminoácidos, péptidos, ribozimas, microesferas, organismos quimiosintetizadores, arqueobacterias, vida.

Introducción

El Origen del Universo

Para intentar explicar el origen de la vida, una de las grandes preguntas que tienen que afrontar los biólogos es cómo se originó el universo, el sistema solar y por supuesto la Tierra, el único lugar donde hasta ahora se ha comprobado inequívocamente que existe vida. Hace unos 15.000 millones de años, la materia fusionada en único punto denso hizo explosión a alta temperatura, con lo cual las partículas de materia comenzaron a alejarse unas de otras a gran velocidad, lo que marcó el inicio del universo. La energía de la explosión fue tan grande que los astrofísicos aún detectan la radiación, prueba que apoya la teoría del "Big Bang", o "Gran explosión", aceptada para la formación del universo (Audesirk & Audesirk 1998). Conforme este iba aumentando de tamaño, también se iba enfriando hasta alcanzar una temperatura adecuada para la formación de los primeros átomos, a través del

ordenamiento de un electrón alrededor de un protón, en este caso originando el hidrógeno, el átomo más simple. Después del Big Bang se formaron grandes nebulosas de materia (galaxias primordiales) a medida que el universo se expandía. Al interior de estas nebulosas se formaron remolinos de gas de menor tamaño que atraídos por fuerzas gravitatorias de otros átomos formaron los primeros sistemas y cuerpos planetarios. Esto fue debido a que los átomos sencillos de hidrógeno se fusionaron para generar átomos de helio y luego átomos aún más grandes. De esta manera, los cuerpos recién formados se iban haciendo cada vez más grandes al atraer otras partículas por atracción de gravedad, con centros cada vez más densos y más calientes. Así, se formaron las galaxias, y en estas sistemas solares y planetas, como la Tierra. ¿Cómo pudo haber surgido la vida en la Tierra?

Desarrollo

Teorías del origen de la vida

El registro fósil sugiere que los primeros organismos encontrados en el planeta Tierra surgieron en la era precámbrica, hace unos 3.500 millones de años (Wacey *et al*. 2011), y el fechado radiométrico indica que la Tierra se originó hace unos 4.540 millones de años. Los primeros restos fósiles serían restos de bacterias halladas en Australia, de unos pocos micrómetros de longitud, que se cree usaban el sulfuro en lugar de oxígeno para respirar anaeróbicamente. Algunos estudios, entre ellos el clásico trabajo de Wray *et al*. (1996), traza la edad de la división de los animales protostomados y deuterostomados, animales ya muy complejos, en cerca de 1.200 millones de años. El origen de la vida, por lo tanto, ocurrió mucho antes de esta fecha, entre 3.500 millones de años y después de 4.540 millones de años atrás. Varias teorías se han propuesto para explicar el origen de la vida, revisemos algunas de ellas.

Creación especial: el creacionismo es un conjunto de creencias que intentan explicar el origen del universo y de todos los seres vivos por obra de un poder sobrenatural, ya sea de una vez o en intervalos sucesivos, o bien se creía que cada especie fue creada de forma separada. Esta teoría se contrapone a la teoría evolutiva, ya que considera que los seres vivos como los animales y las plantas son inmutables por lo que tendrían siempre la misma forma, negando toda posibilidad de cambio evolutivo. En general, la teoría creacionista es más fácil de entender que la evolución u otras teorías, por lo que suele ser muy utilizada ya que muchas personas creen que es correcta pues está “al alcance de la mano”. Hay diferentes corrientes del creacionismo. Una es el creacionismo religioso clásico basado en las escrituras de la Biblia en la cual el universo y la vida en la tierra fueron creados por una deidad todopoderosa. Otra es el diseño inteligente, que no usa textos religiosos para formar teorías acerca del origen del mundo, simplemente postula que el universo posee evidencia de que fue diseñado de manera inteligente. Se cree que el punto de partida de este movimiento fue el

libro titulado Juicio a Darwin (*Darwin on Trial*, en inglés), publicado en 1991 por el abogado estadounidense Phillip E. Johnson, quien criticó el valor científico de la teoría darwiniana de la evolución. Pero, como bien argumentan Canto *et al*. (2012) en su trabajo recientemente publicado titulado Es mejor encender una vela que maldecir la oscuridad*: diseño inteligente el nuevo disfraz del creacionismo, *La evolución es una teoría científica que puede ser contrastada y modificada en forma constante, de acuerdo a los nuevos descubrimientos científicos. Mientras que el diseño inteligente (creacionismo) es una argumentación basada en la fe… Por ende no puede ser contrastable, ya que esta implica creer o aceptar sin ver más*. En el mundo cristiano, el acto de la creación ha sido representado clásicamente por el fresco La Creación de Adán, de la Capilla Sixtina (Fig. 1).

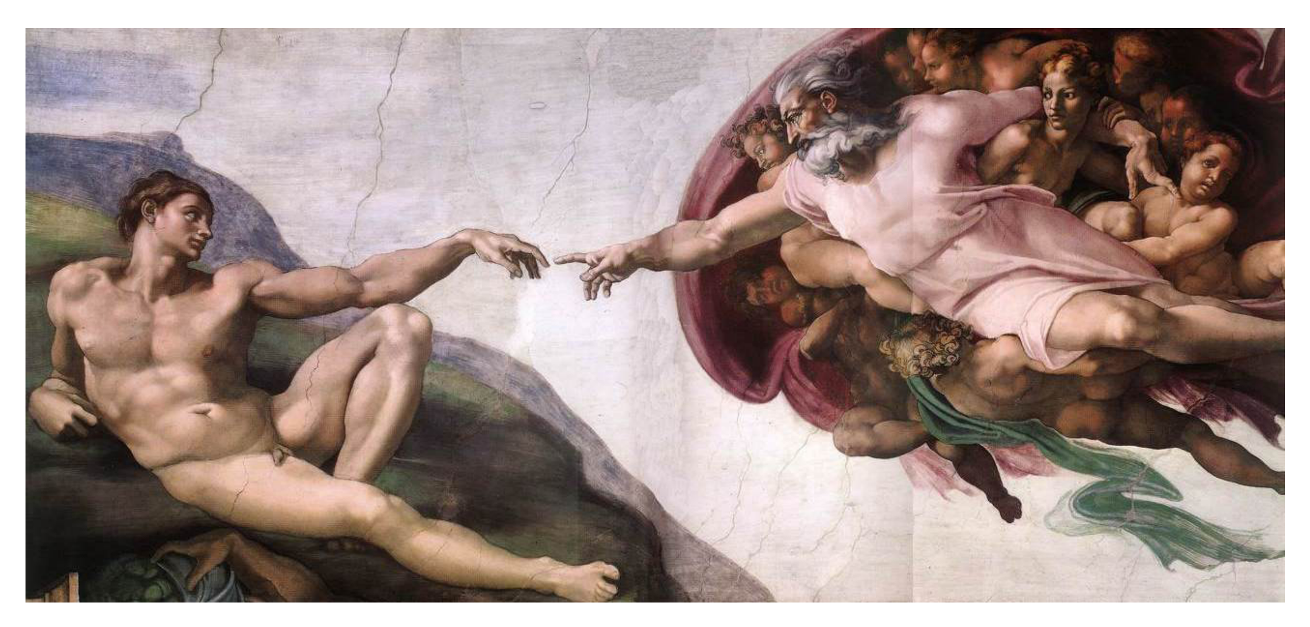


Figura 1. La creación de Adán, fresco de 1511 de Miguel Ángel en la Capilla Sixtina.

Generación espontánea: Aristóteles pensaba que los peces habían salido del fango, las moscas de la carne podrida y otros tipos de animales de la madera, hojas secas y hasta del pelo de los caballos. La idea que los seres vivos podían originarse en forma espontánea a partir de materia inerte como el polvo, tierra, barro o materia en descomposición se mantuvo en diversas culturas durante siglos. El naturalista belga, Jan Baptiste van Helmont (1577–1644) (Fig. 2), partidario de esta idea, publicó la obra *Ortus Medicinae*..., en 1667, donde mencionaba que "los piojos, garrapatas, pulgas y gusanos nacen de nuestras entrañas y excrementos. Si colocamos ropa interior con sudor junto con trigo en un recipiente de boca ancha, al cabo de veintiún días el olor cambia y el fermento penetra a través de las cáscaras de trigo, cambia el trigo en ratones. Estos ratones son de ambos sexos y se pueden cruzar con ratones que hayan surgido de manera normal... pero lo que es verdaderamente increíble es que los ratones que han surgido del trigo y la ropa íntima sudada no son pequeñitos, ni deformes ni defectuosos, sino que son adultos perfectos..." (Curtis *et al*. 2007). Antonio van Leeuwenhoek (holandés,

1632–1723), a finales del siglo XVII, gracias al perfeccionamiento de sus propios microscopios ópticos, logró descubrir un mundo hasta entonces ignorado. Encontró en las gotas de agua sucia gran cantidad de microorganismos que aparecían y desaparecían de repente. Este descubrimiento fortaleció la creencia de los seguidores de la generación espontánea. En 1668, el médico y científico italiano Francisco Redi (1626–1697), refutó la hipótesis de que las larvas surgían de la carne, simplemente manteniendo las moscas (cuyos huevos se desarrollan en larvas) alejadas de la carne contaminada (Audesirk & Audesirk 1998). Pero esto no refutaba completamente la teoría. Hacia 1769, Lazzaro Spallanzani (1729–1799), naturalista e investigador italiano, hervía en matraces una especie de sopa hecha de animales y vegetales hasta la esterilización, lo cual eliminaba los organismos vivos, y luego los dejaba expuestos al aire, al cabo de unos días hacían su aparición microorganismos en la solución. Luego repitió el experimento, pero esta vez los matraces eran herméticamente cerrados y mantenidos así. En los matraces sellados no aparecieron microorganismos. Esto demostraba que los microorganismos y sus esporas morían en el proceso y que se necesitaba de microorganismos para que apareciera la vida nuevamente. Hubo de transcurrir cerca de 100 años más para refutar completamente la teoría. En 1862, Louis Pausteur (1822–1895), médico francés, realizó experimentos similares a los de Spallanzani, pero en este caso, los matraces tenían cuello en forma de S, con líquidos nutritivos que hirvió para matar cualquier microorganismo que pudiese estar presente. Cuando se enfriaba el caldo de cultivo, el charco de agua que se formaba en el cuello de los matraces sellaba la boca del matraz, deteniendo la entrada de los microorganismos presentes en el aire. Si después se rompía el cuello de los matraces, el caldo de cultivo entraba en contacto con el aire y los microorganismos que este contenía, produciéndose una descomposición de la sustancia nutritiva (Audesirk & Audesirk 1998). De esta manera, se comprobó definitivamente que la teoría de la generación espontánea era falsa.

Teoría cosmozoica: también llamada teoría de la panspermia (del griego *pan*, todo y *sperma*, semilla), afirma que el protoplasma en forma de esporas resistentes de formas de vida simple podría haber llegado a la Tierra accidentalmente desde otro lugar del universo (Storer & Usinger 1960). Bajo este esquema, las "semillas" de la vida se pueden propagar a través del espacio de un lugar a otro. Los orígenes del concepto se remontan al filósofo griego Anaxágoras (500 a.C.–428 d.C.), pero fue el físico y químico sueco Svante Arrhenius (1859–1927) (Fig. 2), ganador del premio nobel de química en 1903, quien popularizó la teoría sosteniendo que una especie de esporas o bacterias viajan por el espacio en fragmentos rocosos y en el polvo estelar pudiendo "sembrar" vida si encuentran las condiciones adecuadas. Si bien esta teoría serviría para explicar el origen de la vida en la Tierra, no responde en sí al origen de la vida propiamente tal, trasladando la pregunta a otro lugar del universo.

Teoría naturalística: en una de las galaxias originadas por el Big Bang, llamada Vía

Láctea se formó, entre otras, una pequeña estrella amarilla que denominamos Sol. En la nube de partículas que rodeaba al Sol se aglomeraron grupos más pequeños de partículas de gas y polvo, a distancias particulares, originándose los planetas, también por la fuerza de gravedad. Se cree que el sistema solar se originó hace unos 5.000 millones de años. Los planetas más cercanos al Sol, Mercurio y Venus, se calentaron demasiado, mientas que el cuarto, Marte, se enfrió en un invierno perpetuo (Audesirk & Audesirk, 1998). El tercer planeta, la Tierra, quedó ubicado en una órbita que permitió que el agua se pueda encontrar en los tres estados físicos, sólido, líquido y gaseoso. En sus inicios, los materiales más pesados como hierro y níquel se hundieron hacia el interior mientras que los más ligeros, como silicatos y gases, permanecieron en el exterior. Se piensa que en el agua líquida se originó la vida. Poco después de la formación de la Tierra, un planeta más pequeño colisionó con ella, fundiendo ambos cuerpos celestes. Sin embargo, parte del material despedido tras la colisión posteriormente se fue aglomerando, dando origen a la Luna hace unos 4.450 a 4.500 millones de años (Kleine *et al*. 2005).

En alguna época pasada de la Tierra, la temperatura, humedad y otras condiciones fueron apropiadas para la vida (Storer & Usinger 1960). Hace poco más de 4.500 millones de años la Tierra era una esfera incandescente que poco a poco comenzó a enfriarse; el vapor de agua se transformó en líquido que en forma de lluvia, durante miles de años, formó los océanos y otros cuerpos de agua. En la década de los veinte y los treinta del siglo pasado el ruso Alexander Oparín (1894–1980) (Fig. 2) dedujo que la atmósfera de esta primitiva Tierra era muy distinta a la que estamos expuestos actualmente, rica en oxígeno, y de esta manera, oxidativa. Oparín postuló que la atmosfera en sus inicios era más bien reductora, rica en metano (CH_4), amoniaco (NH_3), agua (H_2O) e hidrógeno (H_2). Similarmente, John B. S. Haldane (inglés, 1892–1964) sostuvo que también había dióxido de carbono (CO_2) disponible. Oparín y Haldane propusieron que la vida pudo haber surgido mediante reacciones químicas simples de estos compuestos gatilladas por otras condiciones comunes presentes en la atmósfera primitiva, como los rayos producidos por las tormentas y la luz ultravioleta del Sol que descargaban su energía en los jóvenes océanos. Este proceso ha sido llamado evolución química o evolución prebiótica. Los geoquímicos actuales han deducido que es probable que la atmósfera primitiva también haya contenido nitrógeno, ácido clorhídrico y sulfuro de hidrógeno. Al ser muy reactivo, el oxígeno no habría permitido la formación de moléculas orgánicas fundamentales en la estructura de los seres vivos, por lo que se ha descartado la presencia de este elemento en la atmósfera primitiva. Había oxígeno, pero no disponible, debido a que todo él estaba combinado en compuestos tales como agua y dióxido de carbono, muy abundantes en ese entonces, además de elementos pesados que constituían metales. Una atmósfera reductora, es decir, en ausencia de oxígeno libre, es un pilar fundamental en todas las hipótesis y experimentos que tienen que ver con la evolución prebiótica (Audesirk & Audesirk 1998). Oparín supuso que las altas temperaturas producto

del vulcanismo de la Tierra en formación, los rayos ultravioleta y las descargas eléctricas en la atmósfera podrían haber provocado reacciones químicas entre los compuestos señalados, los cuales darían origen a aminoácidos que con el estímulo del calor podían combinarse mediante enlaces peptídicos formando protenoides, compuestos muy similares a los polipéptidos que constituyen proteínas. Durante miles de millones años, estos y otros compuestos orgánicos, cada vez más abundantes, se acumularían en los océanos primordiales pudiendo formar sustancias coloidales a medida que su concentración aumentaba. A esta acumulación de compuestos, a partir del cual pudieron haber surgido las primeras formas de vida, se le ha llamado "caldo de cultivo primitivo" o "sopa primitiva". ¿Cómo pudieron haber surgido los primeros organismos de esta sopa primitiva? Oparín demostró mediante experimentos que los polímeros orgánicos como protenoides y polisacaridos en un medio acuoso tienden a unirse por medio de fuerzas electrostáticas, formando estructuras rodeadas de agua de manera espontánea, de la misma manera en que se unen gotas de vinagre en el aceite; a estas gotas tan particulares Oparín las llamó coacervados. Estos coacervados fueron posteriormente considerados como un tipo de protobionte.

Para demostrar la evolución prebiótica, el estadounidense Stanley Miller (1930–2007) (Fig. 2) realizó un experimento notable que publicó en la revista Science en 1953. Miller quiso probar la hipótesis de Oparín en el laboratorio, simulando la atmósfera primitiva postulada por éste y su sopa primitiva. Para esto construyó un aparato donde mezcló CH_4, NH_3, H_2O e H_2 en diferentes matraces y balones de vidrio unidos entre sí a los cuales les proveyó energía a través de descargas eléctricas de 60.000 voltios provistas por electrodos para simular los rayos y fuego mediante un mechero que calentaba el agua para así producir vapor simulando las condiciones que en ese entonces prevalecían en la Tierra inicial (Fig. 3). Tras el primer día, la mezcla resultante se puso rosada y después de una semana roja debido a la presencia de aminoácidos, compuestos orgánicos que constituyen los monómeros básicos de las proteínas (Miller, 1953). En este experimento se pudo identificar glicina, α-alanina, ß-alanina y más débilmente ácido aspártico y otros aminoácidos. En otros experimentos similares se ha llegado a producir polipéptidos cortos, nucleótidos, adenosín trifosfato (ATP), urea, ácido acético, formol, ácido cianhídrico y otras moléculas características de los seres vivos (Audesirk & Audesirk, 1998). Si bien el experimento de Miller demostró que los aminoácidos se forman bajo condiciones similares a las del ambiente de la Tierra inicial, no constituyen estructuras parecidas a células.

El bioquímico estadounidense Sidney W. Fox (1912–1998) propuso a las microesferas como estructuras fundamentales para explicar el origen de la célula. Agitando una solución acuosa conteniendo proteínas y lípidos para simular las condiciones de los océanos originales, Fox (1965) demostró la formación de estructuras esféricas que llamó microesferas, las cuales se originaban al rodearse por una membrana lipídica muy similar a las membranas



Figura 2. Defensores y artífices de las diferentes teorías del origen de la vida.

celulares verdaderas. Bajo condiciones propicias, las microesferas pueden absorber material del exterior, crecer e incluso reproducirse (Fox 1980). De hecho, Fox llegó a considerarlas como "proto-células", las cuales podrían constituir un paso intermedio en el origen de la vida, sirviendo de trampolín entre los compuestos orgánicos y las células. Estas microesferas caen en el rango de tamaño que presentan algunas bacterias (Ponnamperuma 1995). Pero, ni Oparín, ni Miller ni el modelo de Fox han considerado hasta ahora el dogma central de la biología ni tampoco el código genético. En las células actuales, durante el proceso de transcripción, proteínas catalíticas (enzimas) descifran la información contenida en el ácido desoxirribonucleico (ADN) para traspasarla al ácido ribonucleico (ARN), el cual con ayuda de los ribosomas y otras enzimas, sintetizan todas las proteínas mediante el proceso de traducción. De esta manera, las proteínas regulan la replicación del ADN y la mayoría de los procesos que ocurren al interior de la célula. Sin proteínas no se podría replicar esta molécula ni sintetizar el ARN, y sin el ADN y el ARN no se podrían sintetizar las proteínas. Entonces ¿qué surgió primero, el ADN, ARN o las proteínas? Equivale a preguntar ¿Qué fue primero, el huevo o la gallina?

Como una solución a esta paradoja se ha propuesto la hipótesis del "mundo de ARN". Esta hipótesis sostiene que la evolución prebiótica basada en la replicación del ARN precedió a la aparición de la síntesis proteica (Doudna & Cech 2002). Sabemos que existe el ARN mensajero, el ARN de transferencia, el ARN ribosomal y los ARN nucleares pequeños. Sin embargo, existe también un pequeño grupo de moléculas de ARN que funcionan como enzimas, es decir, que poseen actividad catalítica, las ribozimas.

A principios de los años 80 del siglo pasado, investigaciones independientes desarrolladas en los laboratorios liderados por Thomas Cech y Sidney Altman llevaron al descubrimiento de moléculas de ARN con capacidad catalítica (Kruger *et al.* 1982; Guerrier-Takada *et al.* 1983), por lo cual ya no eran las proteínas las únicas moléculas que podían acelerar reacciones químicas específicas. En 1989 Cech y Altman fueron galardonados con el premio Nobel por el descubrimientos de los catalizares biológicos no proteicos. Este descubrimiento

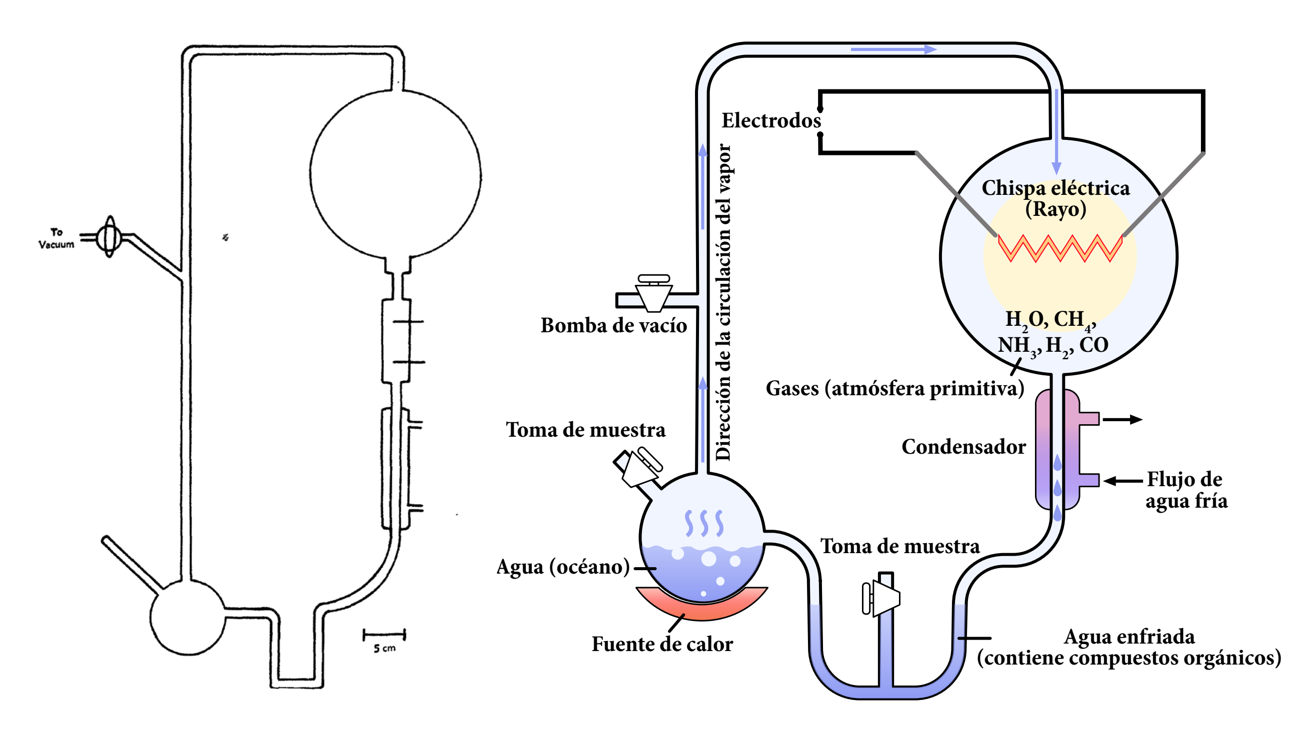


Figura 3. Izquierda. El aparato experimental de Miller tal como fue publicado en su artículo de 1953. Derecha. Una idealización del experimento de Miller.

tuvo grandes implicancias sobre el origen de la vida, proporcionando los cimientos para el modelo del mundo de ARN. Pero, ¿qué hechos sustentan la teoría del mundo de ARN? O bien, ¿cuál es la importancia del ARN en la evolución prebiótica? Veamos lo resumido por Billi (2002). 1) El ARN es capaz de almacenar información genética, 2) puede servir de molde para la síntesis de cadenas complementarias de polinucleótidos, 3) puede actuar como catalizador, 4) nucléotidos de ARN actúan como coenzimas en muchas reacciones biológicas, 5) los deoxirribonucleótidos precursores del ADN son sintetizados a partir de ribonucléotidos, 6) la presencia de pequeñas ribonucleoproteínas ayudan en la expresión genética y en el mantenimiento del genoma, 7) las moléculas de ARN guía participan en la edición del ARN, y 8) numerosos virus llevan como único materal genético ARN de simple o doble cadena. De esta manera, debido a que el ARN puede autoreplicarse, desarrollando las tareas del ADN y de las proteínas catalizadoras (enzimas), se piensa que fue capaz de tener su propia vida independiente. Al igual que los ribosomas que contienen ARN son necesarios para la síntesis de las proteínas en las células, tal vez algunas ribozimas empezaron a enlazar aminoácidos y catalizar la síntesis de proteínas cortas. Por esto, en la teoría del mundo de ARN no se requiere de ADN ni de proteínas para sustentar el origen de la vida. El ARN poco a poco pudo haberse separado para realiza su labor actual de intermediario entre el ADN y las proteínas (Audesirk & Audesirk 1998). Las células, entonces, pudieron haber evolucionado a partir de microesferas que incorporaron ribozimas. Aquí surge la pregunta de cómo eran las primeras células vivas. Es posible que las primeras células hayan sido procariotas anaeróbicos debido a que prácticamente no había oxígeno libre en la atmósfera. Para obtener energía, debieron

haber absorbido nutrimentos de la sopa primitiva.

Si todo esto sucedió alguna vez, ¿dónde se originó la vida en la Tierra? Storer & Usinger (1960) infirieron que la vida empezó en los océanos, ya que muchos de los animales más simples e "inferiores" son acuáticos o marinos y que las células y líquidos del cuerpo de todos los animales contienen sales (ClNa y otras), como es típico de estos cuerpos de agua. De acuerdo a estos autores, todos los restos fósiles de los animales más antiguos se encuentran en rocas de origen marino. Soportando esta inferencia, se ha descubierto que si se incrementa la salinidad de una solución experimental aumenta correlativamente la proporción de proteinoides que se agregan para formar microesferas.

La teoría de las fisuras o fuentes hidrotermales: Las fisuras hidrotermales fueron descubiertas en 1977 por científicos que operaban el submarino norteamericano Alvin. Las fisuras hidrotermales son grietas o fumarolas que se forman en la superficie de los fondos oceánicos a lo largo de profundas cadenas montañosas volcánicas denominadas dorsales oceánicas donde no alcanza a penetrar la luz del Sol. El agua fría del fondo oceánico entra en contacto con el manto terrestre llegando a calentarse hasta 350–400 °C, disolviendo los metales y sulfuros de hidrógeno en dichas cordilleras submarinas en formación. Alrededor de estas fisuras hasta ahora se han descubierto centenares de especies, incluyendo animales (gusanos, crustáceos, moluscos, esponjas, estrellas de mar) y bacterias, que en cada ambiente particular constituyen comunidades de seres vivos. En estos ambientes las bacterias y arqueobacterias sustituyen a los seres fotosintéticos típicos del mundo exterior, siendo la base de la cadena alimenticia. Estos particulares organismos quimiosintetizadores extremófilos obtienen su energía independiente de la luz solar a partir de los compuestos químicos sulfurados de las aguas procedentes del interior de la Tierra que son transportados por el fluido hidrotermal. Algunos investigadores sostienen que la vida pudo haberse originado en estos sistemas. Esta hipótesis es soportada por el hecho de que los organismos microscópicos más antiguos existentes en la actualidad son termófilos.

La teoría del hierro-azufre: Teoría sobre el origen de la vida propuesta por el químico alemán Günter Wächtershäuser a fines de los años 80 e inicios de los 90 del siglo pasado. La teoría propone que las primeras formas de vida pudieron haberse originado en la superficie de los minerales construidos a base de sulfuro de hierro (Wächtershäuser 1988, 1990, 1992). Wächtershäuser propuso que los primeros seres vivos, llamados por él "organismos pioneros", se originaron a partir del flujo hidrotermal volcánico a alta presión y temperatura. La idea fundamental del origen de la vida de acuerdo con esta teoría se puede ejemplificar de la siguiente manera: Presurizar y calentar un flujo de agua con los gases volcánicos disueltos (por ejemplo, monóxido de carbono, amoníaco y sulfuro de hidrógeno) a 100 °C. Pasar el flujo sobre sólidos de metales de transición catalíticos (por ejemplo, sulfuro de hierro y

de sulfuro de níquel). Esperar y buscar la formación de péptidos. En otros experimentos, Wächtershäuser y Claudia Huber mezclaron monóxido de carbono, sulfuro de hidrógeno y partículas de sulfuro de níquel a 100 °C y demostraron que se podían generar aminoácidos y péptidos (Huber & Wächterhäuser 1998, Wächtershäuser 2000).

Conclusiones

Existen varias teorías para explicar el origen de la vida. La creación especial postula que el origen del universo y de todos los seres vivos fue realizado por obra de Dios. La teoría cosmozoica o de la panspermia afirma que algunas formas de vida simple podría haber llegado a la Tierra accidentalmente desde otro lugar del universo. La generación espontánea sostiene que los seres vivos podían originarse en forma espontánea a partir de materia inerte como el polvo, tierra, barro o materia en descomposición. La teoría naturalística afirma que en la atmósfera primitiva reductora, distinta a la oxidativa de hoy, las condiciones fueron adecuadas para la vida. Los compuestos químicos se combinaron en sustancias más complejas por la energía aportada por las descargas eléctricas y la luz ultravioleta. Los compuestos orgánicos formados, incluyendo aminoácidos, nucleótidos y lípidos formaron coacervados y microesferas. Algunas moléculas de ARN, con propiedades enzimáticas, pudieron replicarse a partir de nucleótidos disponibles en la sopa primitiva. La teoría de las fisuras hidrotermales sostiene que la vida pudo haberse originado a grandes profundidades en el océano, en la superficie de las dorsales oceánicas donde no alcanza a penetrar la luz del Sol. La teoría del hierro-azufre propone que las primeras formas de vida pudieron haberse originado en la superficie de los minerales construidos a base de sulfuro de hierro.

Glosario

Ácido desoxirribonucleico (ADN): molécula central para el desarrollo y funcionamiento de todos los seres vivos y responsable de la transmisión hereditaria. Químicamente es un polímero de nucleótidos formado por un azúcar (desoxirribosa), una base nitrogenada (adenina, timina, guanina y citosina) y un grupo fosfato. Está organizado como una doble hélice unidas por enlaces de hidrógeno en posición antiparalela.

Ácido ribonucleico (ARN): ácido nucleico formado por una cadena de ribonucleótidos. En vez de timina tiene uracilo. Presente en células eucariotas y procariotas, es lineal y de hebra sencilla. Es el material genético de ciertos virus (virus ARN), en algunos virus es de doble hebra. Se reconocen también el ARNm (mensajero); ARNt (de transferencia), ARNr (ribosomal); ARNi (interferencia) y mARN (mitocondrial).

Aminoácidos: molécula orgánica con un grupo animo (NH_2) y un grupo carboxilo (COOH) que al polimerizar forman las moléculas de proteínas.

Arqueobacterias: (del griego antiguas) son organismos unicelulares procariotas pertenecientes al

dominio Archaea. Tienen una historia evolutiva independiente de las bacterias y diferentes en su bioquímica y genética.

Atmósfera primitiva: cuyo origen tiene unos 4400 millones de años, era una capa delgada y reductora, carente casi por completo de oxígeno y con mucho amoniaco y dióxido de carbono. Existían altas temperaturas, grandes tormentas eléctricas y las radiaciones solares penetraban hasta su superficie.

Big Bang: en cosmología física, la teoría del Big Bang o teoría de la gran explosión se refiere al momento en que se inició la expansión observable del universo, como en su sentido más general para referirse al paradigma cosmológico que explica el origen y evolución del mismo.

Coacervados: son polímeros lipídicos que en solución tienden a formar microesferas equivalentes a una membrana biológica que se aíslan del medio acuoso, pueden selectivamente absorber substancias orgánicas e inorgánicas.

Era precámbrica: es una de las primeras y más largas etapas de las historia de la Tierra, de aproximadamente 4000 millones de años, engloba los eones Hádico, Arcaico y Proteozoico. Sus rocas son principalmente ígneas y metamórficas, de difícil estudio dado que están muy transformadas por diferentes ciclos orogénicos (deformaciones tectónicas, metamorfismo, etc).

Evolución prebiótica: propone que los elementos primordiales de la tierra eran inicialmente simples e inorgánicos: agua, metano, amoniaco, hidrógeno, expuestos a un ambiente de descargas eléctricas y radiación ultravioleta permitió la formación de moléculas orgánicas simples.

Fósil: del latin *fossilis*, "lo que se extrae de la tierra", son los restos o actividad de organismos pretéritos, conservados en las rocas sedimentarias, que pueden haber sufrido transformaciones en su composición (diagénesis) o deformaciones (metamorfismo dinámico) más o menos intensas.

Microesferas: las microesferas son estructuras que se forman a partir de mezclas de aminoácidos y lípidos, pueden desarrollar algunas funciones enzimáticas en su interior y dividirse, es decir, presentan algunas funciones parecidas a un ser vivo primitivo.

Organismos quimiosintetizadores: son aquellos organismos que obtienen energía química (ATP) a partir de la oxidación se sustratos inorgánicos como ácidos, sales minerales, óxidos, anhídridos, bases y otros componentes.

Protenoides: moléculas semejantes a las proteínas de origen termal.

Ribozima: molécula hecha de ácido ribonucleico que puede actuar también como una enzima.

Sopa primitiva: compuesta por moléculas a base de carbono, nitrógeno, e hidrógeno, expuesta a rayos ultravioleta y descargas eléctricas, constituye la base para la formación de aminoácidos, ARNs y compuestos orgánicos simples.

Bibliografía

Audesirk T. & Audesirk G. 1998. Biología 3, *Evolución y Ecología*. 4ª ed. Prentice-Hall Hispanoamérica, S.A. Mexico.

Billi S. 2002. Ribozimas: resabios del mundo primitivo. *Revista Química Viva* 1(1).

Canto J., J. Yáñez, H. Núñez & F. Soto. 2012. Es mejor encender una vela que maldecir la oscuridad*: diseño inteligente el nuevo disfraz del creacionismo. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 61: 243–247.

Curtis H., N.S. Barnes, A. Scnnek & A. Massarini. 2007. *Biología*, 7ª ed. en español. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires.

Doudna J.A. & T.R. Cech. 2002. The chemical repertoire of natural ribozymes. *Nature* 418: 222–228.

Fox S.W. 1965. Simulated natural experiments in spontaneous organization of morphological units from protenoid. En *The Origins of Prebiological Systems and Their Molecular Matrices*, S.W. Fox (ed), New York: Academic Press, pp. 361–382.

Fox S. W. 1980. The origins of behaviour in macromolecules and protocells. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 67(3): 423–436.

Guerrier-Takada C., K. Gardiner, T. Mardh, N. Pace & S. Altman. 1983. The RNA Moiety of ribonuclease P is the catalytic subunit of the enzyme. *Cell* 35(3): 849–857.

Huber C. & G. Wächterhäuser. 1998. Peptides by activation of amino acids with CO on (Ni, Fe)S surfaces: implications for the origin of life. *Science* 281: 670–672.

Johnson P. E. 1991. *"Darwin on trial"* Regnery Gateway; Lanham, MD.

Kleine T., H. Palme, K. Mezger & A.N. Halliday. 2005. Hf–W Chronometry of Lunar Metals and the Age and Early Differentiation of the Moon. *Science* 310(5754): 1671–1674.

Kruger K., P.J. Grabowski, A.J. Zaug, J. Sands, D.E. Gottschling & T.R. Cech. 1982. Self-splicing RNA: Auto-excision and auto-cyclization of the ribosomal RNA intervening sequence of Tetrahymena. *Cell* 31: p. 147–157.

Miller S.L. 1953. Production of amino acids under possible primitive earth conditions. *Science* 117: 528–529.

Ponnamperuma C. 1995. The origin of the cell from Oparin to the present day, en Ponnamperuma, C. & Chela-Flores, J. (eds), *Chemical Evolution: Structure and Model of the First Cell*. Kluwer Academic Publishers: Dordrecht. The Netherlands, pp. 3–9.

Storer T.I. & R.L. Usinger. 1960. *Zoología general*. Ediciones Omega S.A. Barcelona.

Wacey D., M.R. Kilburn, M. Saunders, J. Cliff & M.D. Brasier. 2011. Microfossils of sulphur-metabolizing cells in 3.4-billion-year-old rocks of Western Australia. *Nature Geoscience* 4: 698–702.

Wächtershäuser G. 1988. Before enzymes and templates: theory of surface metabolism. *Microbiology and Molecular Biology Review* 52 (4): 452–84.

Wächtershäuser G. 1990. Evolution of the first metabolic cycles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87 (1): 200–4.

Wächtershäuser G. 1992. Groundworks for an evolutionary biochemistry: The iron-sulphur world. *Progress in Biophysics and Molecular Biology* 58 (2): 85–201.

Wächtershäuser G. 2000. Origin of life: life as we don't know it. *Science* 289: 1307–1308.

Wray G.A., J.S. Levinton & L.H. Shapiro. 1996. Molecular evidence for deep precambrian divergences among metazoan phyla. *Science* 274: 568–573.

Capítulo 3

Historia del pensamiento evolutivo

Gonzalo Collado
Departamento de Ciencias Básicas,
Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío

Palabras Claves: especie, esencialismo, enaima, anaima, fijismo, creacionismo, catastrofismo, transformismo, uniformismo, neodarwinismo, genotipo, fenotipo, saltacionismo, teoría mutacionista, monstruos esperanzadores, equilibrio puntuado.

Introducción

La concepción de una especie

Para estudiar el origen de las especies lo primero que se debe considerar es cómo definir una especie, que es el primer problema al que se enfrentan los biólogos. Si bien el concepto biológico de especie (Mayr 1963) es el más ampliamente aceptado, hasta ahora, ninguna definición deja conforme a todos. Por ejemplo, Mayden (1997) listó 24 conceptos de especie diferentes, habiendo incluso otras tantas definiciones alternativas (de Queiroz 2007). Para la mayoría de los europeos, y de acuerdo con las enseñanzas del Antiguo Testamento, se pensaba que todos los seres vivos, tal y como se conocían, eran obra de una creación divina. Bajo este paradigma, la palabra especie significaba uno de los "tipos" originados durante la creación (Audesirk & Audesirk 1998). La idea de los tipos tiene sus raíces en el Esencialismo, corriente inspirada por Platón. El Esencialismo considera las cosas no por lo que en apariencia son, sino por lo que son en su 'esencia'. Platón introdujo las bases del esencialismo asentando el concepto de las formas ideales, o sea, un ente abstracto en el

cual las cosas u objetos, incluso aquellos terrenales comunes con los cuales uno se relaciona cotidianamente, son simples copias imperfectas de esa 'Forma ideal' que existe en el mundo de las formas perfectas e inmutables existentes en el más allá. Según el idealismo platónico, la característica humana que refleja su particularidad permanente, inalterable y eterna, señala que una esencia proyecta una sustancia u objeto, como formas o ideas. De esta manera, cada objeto viviente o inerte, una lagartija, una silla, una piedra o el hombre, por ejemplo, es un mero reflejo temporal de su 'Forma ideal'. Según Audesirk & Audesirk (1998), la idea de Platón de Formas inmutables influyó considerablemente en el pensamiento original cristiano que razonaba que todas las especies fueron creadas por Dios en el Jardín del Edén.

Aristóteles (384–322 a. C.), discípulo de Platón, y considerado el padre de la zoología (Storer & Usinger 1960), también influyó en una visión estática de las especies. Para él los seres vivos permanecían iguales e inmutables desde el comienzo de su existencia y, por tanto, no sufrían cambio alguno, no evolucionaban. Los escritos de Aristóteles fueron el fundamento para que otros zoólogos clasificaran las especies en dos grupos: I) Enaima (Vertebrados) con sangre roja (que incluía organismos vivíparos como los mamíferos, y ovíparos como las aves, serpientes y peces), y II) Anaima (invertebrados) sin sangre roja (que incluía moluscos, crustáceos, insectos y otros) (Storer & Usinger 1960). También ordenó la diversidad de los seres vivos dispuestos en peldaños de una escalera, la escala natural, que para Aristóteles era congruente con una filosofía de un diseño elaborado por una mente suprema divina. La escalera se apoyaba sobre materia inerte, y ascendía escalón por escalón a partir de los hongos y musgos hacia las plantas, pasando por los animales más inferiores como los moluscos e insectos hasta llegar al hombre (Audesirk & Audesirk 1998). La escalera ascendente de Aristóteles se conoció después como *Scala Naturae*. Las ideas estáticas e inmutables sobre las especies que tenían Platón y Aristóteles influyeron sobre el pensamiento del mundo cristiano por más de 2000 años, y aún tienen innumerables seguidores.

Desarrollo

La noción de cambio

El pensamiento evolucionista, la concepción de que las especies cambian o se transforman a lo largo del tiempo, tiene sus orígenes en la antigua Grecia. Uno de los primeros escritos sobre evolución se atribuye al filósofo, matemático y astrónomo griego Anaximandro (c. 610–547 a.C.), nacido en Mileto (actual Turquía). Anaximandro afirmaba que "los primeros seres vivientes nacieron en lo húmedo, rodeados por cortezas espinosas, pero al avanzar en edad, se trasladaron a lo más seco, y al romperse la corteza, vivieron, durante poco tiempo, una vida distinta". Pensaba que del agua y la tierra calientes se originaban peces o animales similares a los peces: en éstos los hombres crecían retenidos en su interior, como si fueran fetos, hasta la pubertad; luego se rompían y surgían hombres y mujeres que podían alimentar-

se. Además, afirmaba que "el hombre, originariamente, surgió de animales de otras especies, porque las demás especies se alimentaban pronto por sí mismas, y sólo el hombre necesita de un largo período de crianza". Si bien Anaximandro proporcionó una noción clara de cambio, el intento más antiguo existente en la producción de un mecanismo racional detallado sobre el origen de las especies se debe a Empédocles. Empédocles (c. 490–430 a.C.) no contempla la necesidad de algún diseño en las criaturas o de algún agente externo para ordenarlas y separarlas en sus diferentes especies individuales; sus pensamientos giraban sobre un origen no sobrenatural de los seres vivos. Postuló que todas las cosas están compuestas por cuatro elementos: tierra, agua, aire y fuego (la teoría de los cuatro elementos, o raíces), los cuales pueden estar en armonía, lo que permite generar 'algo' al unirlos, o en desavenencia, que permite su 'desacople'. Cada uno de estos elementos sería perpetuo e inmortal, los cuales al mezclarse entre sí darían lugar a la diversidad de seres y cambios que se observan en el mundo. Debido a que la mezcla de estos elementos sería el producto de dos fueras cósmicas contrapuestas, el amor y el odio, nunca cesarían de estar en un continuo cambio, por lo que habría una lucha continua entre el origen y la disgregación de las cosas. De esta manera, afirmaba que los animales y los humanos evolucionaron a partir de formas anteriores, que de la tierra salían extremidades, que se juntaban y formaban un ser viviente. O que a veces salían mutantes, pero eran eliminados por la naturaleza y quedaban vivas solo las criaturas perfectas.

Fijismo, creacionismo y catastrofismo

Carlos de Linneo (Carl Linæus en sueco, Carolus Linnæus en latín), o Carl von Linné (sueco, 1707–1778), quien estableció el sistema de clasificación moderno de las plantas y animales, y por lo cual se le considera el padre de la taxonomía, era fijista. De acuerdo a esta teoría, las especies actualmente existentes han permanecido invariables desde la Creación. Cada especie, animal o vegetal, es inmutable y no es posible ningún cambio en ellas. Los seres vivos son distintos porque han sido creados independientemente por un ser divino y entre ellos no existen relaciones de parentesco. Los fósiles serían restos de animales que perecieron en los diluvios bíblicos. Linneo desarrolló formalmente el fijismo a través del creacionismo; mantuvo que las especies se habían creado de forma separada e independiente y negó la posibilidad del origen común de los seres vivos. El Baron Georges Léopold Chrétien Frédéric Dagobert Cuvier (francés, 1769–1832), o simplemente Cuvier, fundador de la anatomía comparada y conocido como el padre de la paleontología, también fijista, desarrolló la teoría del catastrofismo. Esta teoría científica propone que los cambios geológicos y biológicos producidos en nuestro planeta se debían a cambios repentinos y violentos a través de catástrofes ambientales que dan nombre a la teoría. Cuvier propuso el catastrofismo para justificar la diversidad de especies, actuales y extintas, a la vez que para preservar el creacionismo. Cuvier intentaba dar cimientos científicos a las teorías fijistas y creacionistas

ante las múltiples evidencias de especies fósiles desaparecidas. Propuso que los fósiles eran el resultado de la extinción de animales creados por Dios en las catástrofes bíblicas o producto de sucesivas creaciones. Admitía que ocurrieron una serie de catástrofes a través del tiempo, cada una de las cuales habría exterminado toda la vida, después de lo cual se habría creado nueva vida (Storer & Usinger 1960). Louis Agassiz (1807–1873), naturalista y geólogo suizo que acuñó el término Era Glacial, propuso que había una creación después de cada catástrofe y que las especies actuales resultaban de una creación más reciente. Los registros fósiles forzaron a Agassiz a postular, por lo menos, 50 catástrofes separadas con sus respectivas creaciones (Audesirk & Audesirk 1998).

Buffon

En el siglo XVIII, Georges-Louis Leclerc, más conocido como Conde de Buffon (francés, 1707–1788), fue unos de los primeros naturalistas en proponer que las especies podrían sufrir cambios en el transcurso del tiempo. El creía que estos cambios tenían lugar por un proceso de degeneración, proponiendo que el mejoramiento y la degeneración son una misma cosa dado que ambas implican una alteración en la constitución original del organismo. La hipótesis de Buffon, aunque era vaga respecto de cómo podían ocurrir los cambios, intentaba explicar la desconcertante variedad de criaturas del mundo moderno (Curtis *et al*. 2007).

El transformismo de Lamarck

Hasta fines del siglo XVIII, sin embargo, había nociones vagas sobre el origen de las especies ya que se creía, en general, en una creación especial. Jean-Baptiste Lamarck, naturalista francés (1744–1829), quien en 1802 acuñó el término «biología», fue el primero en proponer una teoría de la evolución basada en la influencia del ambiente, los efectos del uso y el desuso de los órganos y la herencia de los caracteres adquiridos (Storer & Usinger 1960). La teoría, conocida como lamarckismo, transformismo o herencia de los caracteres adquiridos, fue publicada en 1809 en el libro *Philosophie zoologique*. Lamarck expuso una teoría coherente sobre la transformación o evolución de la vida tratando de dar una explicación racional a la existencia de una evolución de las especies; la idea central es que dicha evolución es obra de la naturaleza. Básicamente, los organismos, debido a la necesidad de adaptarse al medio, adquieren modificaciones que luego heredan sus descendientes, es decir, los animales desarrollan más un órgano que otro, porque lo necesitan, si no lo utilizan se atrofia y lo pierden. La principal crítica al transformismo lamarckiano es que los caracteres adquiridos durante la vida de un individuo por el uso o desuso no se transmiten a la descendencia, o sea, no son heredables. Cuvier rechazó la teoría de Lamarck argumentado que el registro fósil no mostraba señales de series intermedias ancestro descendiente y que los organismos estaban tan perfectamente adaptados que cualquier cambio los destruiría. Asimismo, Cuvier

decía que las extinciones que eran aparentes en el registro fósil eran reflejo de sucesivos actos de creación separados por eventos catastróficos. Los postulados vagos y no verificables de Lamarck hicieron que el ingenioso Cuvier arruinara con sus argumentos las propuestas revolucionarias, según las cuales los seres superiores evolucionaron a partir de seres inferiores.

A medida que nuevas y crecientes exploraciones eran realizadas por naturalistas, principalmente europeos en el siglo XIX, las tierras recientemente descubiertas revelaban que la diversidad de especies era mucho mayor de lo que se había pensado. El aumento de la información condujo a algunos naturalistas a considerar que las especies pudieran cambiar y que aquellas más perecidas pudieran haberse originado a partir de un ancestro común (Audesirk & Audesirk 1998).

Uniformismo, uniformitarismo, uniformitarianismo o actualismo

¿Cuántos años tiene la Tierra? Para entender evolución, cambio en el tiempo, se debe conocer la edad de la Tierra, donde esta ocurre. El arzobispo James Ussher (irlandés, 1581–1656) en su obra "Los anales del mundo", haciendo una lectura interpretativa principalmente de genealogías de los personajes que aparecen en la Biblia, estimó que la fecha del origen del mundo se creó el anochecer del sábado 22 de octubre del año 4000 a.C., con lo cual la Tierra tendría unos 6000 años. Si bien en la actualidad la estimación de Ussher cuenta con la aceptación de una enorme cantidad de seguidores, la ciencia del estudio de la Tierra hace mucho tiempo ha refutado su cronología. El geólogo James Hutton (escocés, 1726–1797) en un artículo publicado en 1788 en la Royal Society de Edimburgo postuló que la Tierra era muy antigua al afirmar que "no se encuentra ningún vestigio de principio, ni perspectivas de final". Charles Lyell (inglés, 1797–1875) en sus "Principios de geología" (publicada entre 1830 y 1833) entregó mayor evidencia a favor de esta idea. Para Hutton y Lyell, la erosión, las fuerzas del viento, agua, terremotos, inundaciones, sedimentación y vulcanismo han ocurrido en forma repetida durante mucho tiempo, lo que llegó a conocerse posteriormente como Principio del Uniformismo. Este principio afirma que los procesos naturales que actuaron en el pasado son los mismos que actúan en el presente. Así, la erosión por ejemplo, siempre ha ocurrido, y ha dejado evidencia en los estratos geológicos de varios cientos de metros de espesor, por lo que es de suponer que ha ocurrido por mucho tiempo, y por ende la Tierra debe de ser muy antigua, de varios millones de años de antigüedad, en realidad, eterna según Hutton y Lyell (Audesirk & Audesirk 1998). Las implicancias del uniformismo fueron profundas.

Darwin en escena

Al finalizar sus estudios teológicos, un joven ex estudiante de medicina, Charles Robert Darwin (inglés, 1809–1882), recibió una carta de un antiguo amigo suyo, el profesor de

botánica John Henslow, en la que se le ofrecía una plaza de naturalista a bordo del barco británico *HMS Beagle*, con Robert Fitzroy como capitán. Estando muy interesado en la ciencia natural, FitzRoy había solicitado que un naturalista entusiasta y bien formado le acompañe en la expedición del Beagle. El naturalista debía ser un caballero de la alta posición social para que compartiera las comidas en su mesa. Darwin fue propuesto como el hombre indicado para el trabajo y, a pesar de que FitzRoy sentía un poco de sospecha de él al principio (ya que no le gustaba la forma de la nariz de Darwin!) (Audesirk & Audesirk 1998), ambos se llevaban muy bien. A la edad de 22 años, Darwin inició su viaje de exploración de cinco años (entre 1831–1836) como naturalista y geólogo abordo del Beagle que lo llevó a la costa de Sudamérica y alrededor del mundo. Al principio del viaje, Darwin leyó los "Principios de geología" de Lyell, dando a conocer posteriormente que la obra del geólogo había cambiado su forma de ver el mundo. Esto efectivamente influyó profundamente en Darwin ya que le dio un marco de tiempo apropiado en el cual las especies hubiesen podido sufrir modificaciones graduales. Otros dos personajes influyeron de manera importante sobre Darwin en la teoría de la selección natural, el clérigo y economista británico, Thomas Malthus, con su "Ensayo sobre el principio de la población" (1798) y el naturalista también británico Alfred Russel Wallace (1823–1915). Wallace en febrero de 1858 le envió a Darwin el ensayo "Sobre la tendencia de las variedades a diferenciarse indefinidamente del tipo original", para que lo revisara y se lo enviara a Charles Lyell si lo consideraba prudente (Beccaloni 2013). Darwin notó que Wallace postulaba una hipótesis de cambio muy similar a la teoría de la selección natural que él había desarrollado durante años, pero que aún no publicaba. Darwin sugirió a Lyell publicar el trabajo de Wallace (que no lo había enviado con ese fin) y unos extractos de sus propios manuscritos en la Sociedad Linneana de Londres el 1 de julio de 1858, y así ocurrió (Browne 2002). No obstante haberse publicado ambos trabajos, no tuvieron una repercusión importante, y el presidente de la Sociedad Linneana señaló en mayo de 1859 que el año anterior no se había realizado ningún descubrimiento notable (Browne 2002). La teoría de la evolución mediada por selección natural fue expuesta con una serie de evidencias en la obra "El origen de las especies", publicada el 24 de noviembre de 1859, donde tuvo una repercusión mayor. La primera edición, con una tirada de 1250 ejemplares, se agotó el mismo día de aparición y se editaron seis publicaciones en total durante la vida de Darwin. En su forma más simple, tienen que darse tres sucesos para que haya evolución por selección natural: 1) debe haber variación fenotípica entre los individuos de una población, 2) debe haber supervivencia o reproducción diferencial asociada a la variación y 3) parte de la variación debe ser heredable.

Neodarwinismo o teoría sintética de la evolución

En la actualidad la evolución se explica sumando las ideas de Darwin, las leyes de Mendel y los conocimientos de la genética moderna (Fig. 1). Esto fue formulado en la década

del 30 y el 40 del siglo XX por científicos tales como Simpson, Mayr, Huxley, Dobzhansky, Fischer y Wright, entre otros.

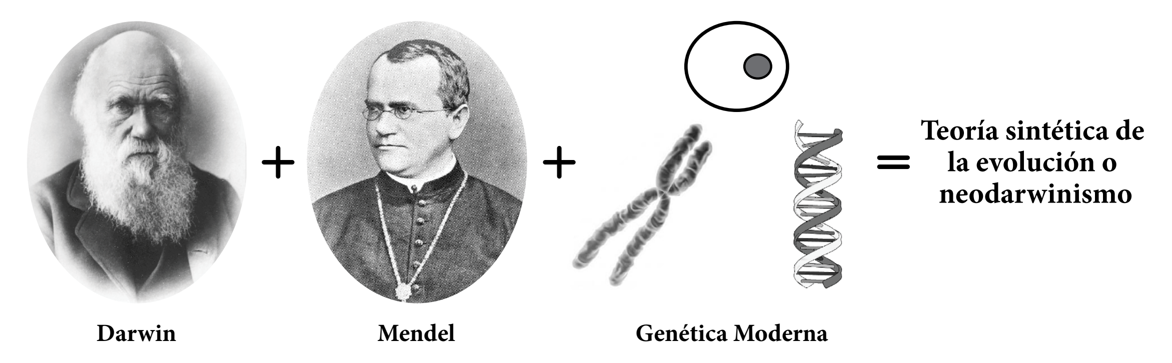


Figura 1. Las leyes de Mendel y la genética moderna sustentaron la teoría de Darwin por selección natural. Todo esto en su conjunto constituye el neodarwinismo.

Saltacionismo

El saltacionismo es un conjunto de teorías evolutivas que sostiene que la evolución de las especies se produce en pasos grandes por la abrupta transformación de una especie ancestral en una especie descendiente diferente, en lugar de la acumulación gradual de pequeños cambios. La frase latina *Natura non facit saltum* (la naturaleza no da saltos), atribuida a Linneo, reflejaba el pensamiento de muchos naturalistas del siglo XIX. Incluso Darwin, con la concepción de la evolución siendo un proceso gradual, encajaba con esta idea. Sin embargo, de cuando en cuando aparecen biólogos que aseguran que la evolución se produce precisamente a saltos. De ahí que esta visión de la evolución se denomine también saltacionismo. Veamos algunas de estas teorías.

La teoría mutacionista

Hugo de Vries (1848–1935), botánico holandés, William Bateson (1861–1926), biólogo y genetista inglés, junto a otros genetistas estadounidenses como Thomas Morgan (1866–1945) y Hermann Muller (1890–1967), cimentaron la teoría mutacionista de principios del siglo XX, un tipo de saltacionismo que se oponía a la teoría de la evolución de Darwin por selección natural. Básicamente, la teoría mutacionista propone que son las mutaciones las que producen el verdadero cambio evolutivo, ya que son ellas las que introducen nuevos cambios en el material genético y, además, pueden ser hereditarias. La teoría también sostiene que las especies pueden evolucionar de manera rápida, repentina y discontinua, a diferencia de los cambios graduales de los caracteres postulada por Darwin. Otro importante contribuyente a esta teoría fue Wilhelm Johannsen (1857–1927), botánico y genetista danés, quien en 1909 acuñó el término gen (a partir del griego "que origina...") y en 1911 las palabras "genotipo" y "fenotipo". La teoría se mantuvo en boga durante las primeras dos o tres décadas del siglo pasado, hasta ser rebatida por muchos científicos de la época, tales como

Ronald Fisher (1890–1962) y J.B.S. Haldane (1892–1964) en el Reino Unido, Sewall Wright (1889–1988) en Estados Unidos, así como también por los llamados biómetras, encabezados por el matemático inglés Karl Pearson (1857–1936).

Los monstruos esperanzadores

En la década de los treinta del siglo pasado, Richard Goldschmidt (1878–1958), genetista alemán, postuló que las especies no se originan por un proceso gradual de divergencia, sino de golpe a través de una macromutación, un cambio fenotípico brusco ocurrido naturalmente en los genes que controlan las etapas del desarrollo temprano. Las macromutaciones podían producir un engendro de la naturaleza, como un animal con dos cabezas, por ejemplo. Estos cambios fenotípicos bruscos potencialmente podían constituir nuevas especies. Goldschmidt llamó a estas criaturas «monstruos esperanzadores» (*hopeful monsters*). Tanto George Gaylord Simpson como Sewall Wright criticaron la teoría evolutiva de Goldschmidt por no incorporar la dinámica poblacional, en el sentido de que la aparición de un solo mutante no podía considerarse un hecho evolutivo. Asimismo, el destacado biólogo alemán Ernst Mayr (1904–2005) calificó las macromutaciones de Goldschmidt como monstruos desesperanzadores, pues semejantes engendros nunca podrían encontrar pareja y tener descendencia fértil. En la actualidad, la teoría de Goldschmidt no tiene muchos adherentes (Ridley 2004).

El equilibrio puntuado

A principios de la década de los setenta del siglo pasado, los paleontólogos estadounidenses Niles Eldredge (1943–) y Stephen Jay Gould (1941–2002) notaron que el registro fósil no apoyaba la transición gradual de una especie a otra como la postulada por Darwin. Si se examina cuidadosamente el registro fósil, se encontrarán numerosas discontinuidades o vacíos, junto a cambios repentinos ocurridos a saltos durante la evolución de un grupo de organismos. Eldredge y Gould supusieron algo erróneo en el gradualismo de Darwin.

Para estos autores, la mayoría de los procesos evolutivos están compuestos por largos períodos de estabilidad en que no hay cambio evolutivo aparente (estasis), los cuales son interrumpidos por episodios cortos y poco frecuentes de divergencia evolutiva, como el origen de especies nuevas; estos cambios podían producirse en unas cuantas generaciones. Sin embargo, Elredge y Gould no pudieron explicar el mecanismo responsable de esta especiación repentina. La teoría tiene apoyo en las extinciones masivas, en las cuales los organismos que sobrevivían tenían la oportunidad de ocupar nichos ecológicos vacíos. Los detractores de esta idea admiten que el patrón discontinuo observado por Elredge y Gould puede ser una ilusión óptica. Esta surgiría porque nuestro conocimiento paleontológico es incompleto. Si

tuviésemos conocimiento de todos los fósiles que hay en todas las capas de la tierra en el mundo entero, el patrón a sacudidas desaparecería y podríamos reconstruir una transición gradual de una especie a otra, como la predicha por Darwin. El patrón de divergencia evolutiva postulada por Darwin y Elredge y Gould, en contraposición a las ideas fijistas de Linneo y el transformismo de Lamarck, puede verse en la Figura 2.

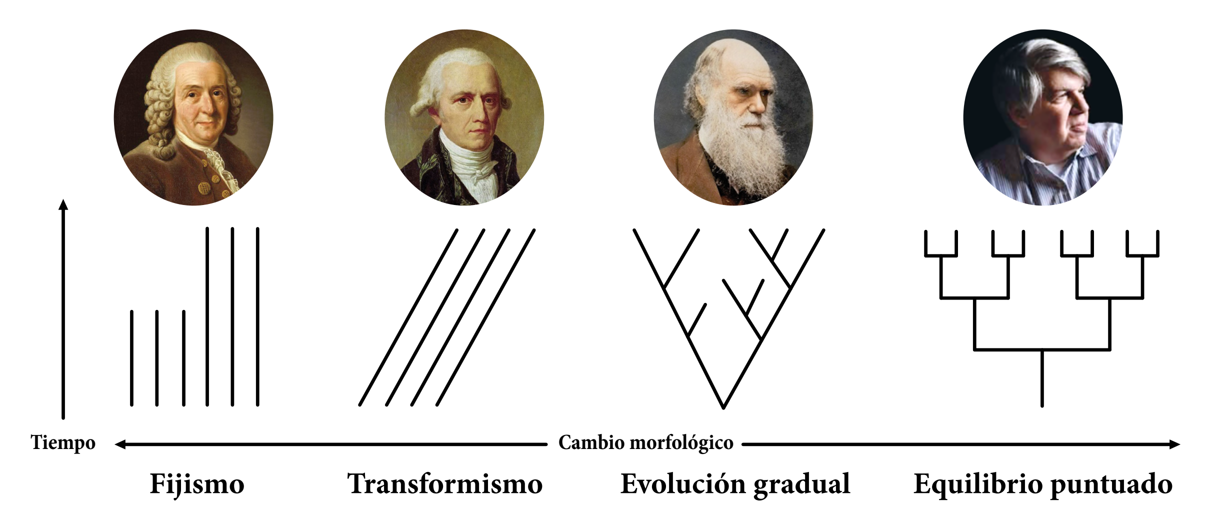


Figura 2. Origen y evolución de las especies. En el Fijismo (Creacionismo), representado por las ideas de Linneo, las especies tienen un origen independiente (separado), permaneciendo inmutables desde la Creación. En el Transformismo de Lamarck las especies tienen un origen separado, pero sufren cambios a través del tiempo. En la evolución, tal como la concibió Darwin, las especies cambian gradualmente a través del tiempo a partir de un origen común. En el equilibrio puntuado, defendido por Gould, las especies tienen un origen común, pero evolucionan por medio de cambios morfológicos bruscos ocurridos a través del tiempo.

Conclusiones

Las ideas esencialistas nacidas en la antigua Grecia influyeron en una visión estática de las especies durante siglos. Bajo el fijismo las especies actualmente existentes han permanecido invariables desde la Creación. Los seres vivos son distintos porque han sido creados independientemente y entre ellos no existen relaciones de parentesco. Los fósiles serían restos de los animales que perecieron en los diluvios bíblicos. Lamarck fue el primero en proponer una teoría de la evolución basada en la influencia del ambiente, los efectos del uso y el desuso de los órganos y la herencia de los caracteres adquiridos. Darwin propuso la teoría de la evolución mediada por selección natural tras publicar su obra “El origen de las especies”, publicada en 1859. En su forma más simple, para que ocurra selección natural 1) debe haber variación fenotípica entre los individuos de una población, 2) debe haber supervivencia o reproducción diferencial asociada a la variación y 3) parte de la variación debe ser heredable. En el Neodarwinismo o teoría sintética de la evolución confluyen las ideas de Darwin, las leyes de Mendel y los conocimientos de la genética moderna. Las teorías saltacionistas son un conjunto de ideas que sostienen que la evolución de las especies se produce a saltos por

la abrupta transformación de una especie ancestral en una especie descendiente diferente contraponiéndose al gradualismo de Darwin.

Glosario

Anaima: clasificación post aristotélica, comprende invertebrados sin sangre roja, moluscos, crustáceos, insectos y otros.

Catastrofismo: propuesta que supone que la Tierra en sus inicios se formó súbitamente y de forma catastrófica. Esta doctrina apareció como un paradigma necesario para que la formación del universo encajase en los 5654 años desde el origen del universo, según James Ussher, primado de Irlanda en 1650.

Creacionismo: se denomina creacionismo al conjunto de creencias, inspiradas en doctrinas religiosas, según las cuales la Tierra y cada ser vivo que existe actualmente proviene de un acto de creación por uno o varios seres divinos, cuyo acto de creación fue llevado a cabo de acuerdo con un propósito divino.

Enaima: clasificación post aristotélica, comprende a los vertebrados con sangre roja, vivíparos como los mamíferos, y ovíparos como aves, serpientes y peces.

Esencialismo: para cualquier entidad específica, hay un conjunto de atributos que son necesarios para su identidad y función. En occidente se encuentra en Platón y Aristóteles. Las cosas y conceptos conocidos tiene una realidad esencial detrás de ellos, una esencia que hace esas cosas y conceptos lo que son.

Especie: Definición biológica de especie: "Estado del proceso evolutivo mediante el cual un grupo de individuos con la capacidad real o potencial de cruzarse entre sí dan descendientes fértiles". ¿Cómo procedemos para aplicar este concepto?: Viendo si dos especies se pueden cruzar y dan o no descendencia fértil, o parcialmente fértil. Esto se puede aplicar, por ejemplo a especies de drosofilidos, felinos y aves. Pero en cambio, es muy difícil de hacerlo con reptiles. || Definición tipológica de especie: Esta definición está basada en el "eidos" platónico o en los "universales" aristotélicos: un objeto, un sentimiento, un animal, tiene una esencia que es propia y única, que es lo que lo representa. Se puede entender también a través de la "alegoría de la caverna" de Platón. ¿Cómo se procede al aplicar el concepto tipológico?: cuando se tiene un conjunto de ejemplares (por ejemplo reptiles), estos son colocados uno al lado del otro, se elige un ejemplar que el especialista en el grupo zoológico considera representativo, este constituye el "holotipo" de la especie, y corresponde al macho con el cual se procede a describir, usando principalmente caracteres de la morfología externa; es el trabajo clásico del taxónomo. Lo que hay que determinar son los caracteres diagnósticos, que son aquellos propios de la especie (Semaforonte = que lleva la marca). Luego se describe una hembra, "alotipo", aunque no es un término regulado por el Código, para una muestra de sexo opuesta al holotipo [Recomendación 72A]. El resto de los ejemplares constituyen los "paratipos", y dan cuenta de la variación morfológica. || Definición nominalista: Solo es considerada en términos históricos. Se niega la existencia de universales, solo los individuos son reales, las especies son abstracciones y no tienen existencia real.

Fenotipo: conjunto de características identificables de un organismo (estructural, bioquímica, fisioló-

gica y conductual) determinada por la interacción del genotipo y el ambiente.

Fijismo: el fijismo sostiene que cada especie permanece invariable a lo largo de la historia en la forma en que fue creada. Es lo opuesto a la teoría de la evolución.

Genotipo: la suma total de la información genética contenida en los cromosomas (grupo de ligamiento, ADN) de proto y eucariontes.

Neodarwinismo: también llamada teoría sintética de la evolución, fusiona el darwinismo clásico con la genética moderna, paleontología, distribución geográfica, taxonomía, sistemática y toda disciplina que permita entender el proceso evolutivo.

Saltacionismo (teoría mutacionista, monstros esperanzadores, equilibrio puntuado): corresponde a la ocurrencia de cambios repentinos y de gran magnitud de una generación a otra. Se opone al gradualismo darwinista.

Transformismo: las especies tienen un origen independiente (como en el fijismo), pero durante su historia evolutiva pueden cambiar, principalmente debido al uso y desuso de los órganos según las necesidades impuestas por el medio ambiente.

Uniformismo: es el principio según el cual los procesos naturales que actuaron en el pasado son los mismos que actúan en el presente y actuarán en el futuro: "el presente es la clave del pasado".

Bibliografía

Audesirk T. & G. Audesirk. 1998. *Biología 3, Evolución y Ecología*. 4ª ed. Prentice-Hall Hispanoamérica, S.A. Mexico.

Beccaloni G.W. 2013. Alfred Russel Wallace and Natural Selection: the Real Story. BBC Two (UK).

Browne J. 2002. *Charles Darwin: The Power of Place.* Volume II of a Biography. Princeton University Press.

Curtis H., N.S. Barnes, A. Scnnek & A. Massarini. 2007. *Biología*, 7ª ed. en español. Editorial Médica Panamericana. Buenos Aires.

de Queiroz K. 2007. Species Concepts and Species Delimitation. *Systematic Biology* 56(6): 879–886.

Mayden R.L. 1997. A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. Pages 381–424 in *Species: The units of biodiversity* (M.F. Claridge, H.A. Dawah, and M.R.Wilson, eds.). Chapman and Hall, London.

Mayr E. 1963. *Animal species and evolution*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

Ridley M. 2004. *Evolution*, 3ª ed. Blackwell Science, Cambridge.

Storer T.I. & R.L. Usinger. 1960. *Zoología general*. Ediciones Omega S.A. Barcelona

Capítulo 4

Evidencias de la evolución

María Cecilia Pardo Gandarillas
Laboratorio de Genética y Evolución,
Universidad de Chile

"Nada tiene sentido en Biología excepto a la luz de la Evolución"

Theodosious Dobzhansky (1973)

Palabras Claves: Ancestro común, bioestratigrafía, datación isotópica, estasis evolutiva, anagénesis, filogenia, sistemática, taxonomía, clado, sinápsidos, tetrápodos, homologías, analogías (Owen), maldaptación, lastre filogenético, biogeografía, radiación adaptativa.

Introducción

Pocas ideas han cambiado tan profundamente nuestra visión de la naturaleza como la misma idea de cambio que implica la evolución de los seres vivos. Los individuos se agrupan en unidades naturales de reproducción que denominamos ***especies***. Las especies que ahora habitan la tierra provienen de otras especies distintas que existieron en el pasado, a través de un proceso de descendencia con modificación. La ***evolución biológica*** es el proceso histórico de transformación de unas especies en otras especies descendientes, e incluye la extinción de la gran mayoría de las especies que han existido. Una de las ideas románticas, contenidas en la evolución de la vida es que dos especies cualesquiera, por diferentes que sean, comparten un antecesor común en algún momento del pasado, como ocurre con nosotros y cualquier chimpancé actual, en que compartimos un antepasado común de hace aproximadamente 5 millones años. También tenemos un ancestro común con cualquiera de las bacterias hoy existentes, aunque el tiempo a este antecesor se remonta

en este caso a más de 3000 millones de años.

Según el biólogo evolutivo Douglas Futuyma (1986), "En un sentido amplio, evolución es simplemente cambio, así que está presente en todo; galaxias, lenguajes y sistemas políticos, todo evoluciona. En el caso de Evolución biológica … es el cambio en las propiedades de las poblaciones que trascienden la vida de un simple organismo; la ontogenia (desarrollo de un organismo) de un simple individuo no se considera evolución, los organismos individuales no evolucionan. Los cambios en las poblaciones que son considerados evolutivos son aquellos que son heredables vía material genético de una generación a la siguiente. La evolución biológica puede ser substancial o sin importancia, y abarca todo, desde los sencillos cambios en la proporción de los diferentes alelos dentro de una población (tales como aquellos que determinan el tipo de sangre) hasta las alteraciones sucesivas que llevaron desde los proto-organismos más primitivos hasta los caracoles, las abejas, las jirafas y los dientes de león.

La evolución es el gran principio unificador de la Biología, sin ella no es posible entender ni las propiedades distintivas de los organismos, sus adaptaciones; ni las relaciones de mayor o menor proximidad que existen entre las distintas especies. La teoría evolutiva se relaciona con el resto de la biología de forma analoga como el estudio de la historia se relaciona con las ciencias sociales. La famosa frase del genético evolucionista Theodosius Dobzhansky (1900–1975) que abre este capítulo, no es más que una aplicación particular del principio más general que afirma que nada puede entenderse sin una perspectiva histórica. Bajo esta perspectiva histórica, la evolución sería la explicación del origen y existencia de todo organismo en la tierra, y en este contexto, la educación o formación sobre este tema es substancial, y nunca pudo haber sido más necesario como lo es hoy, ya que nunca pudo sustentarse con más evidencias concluyentes que respalden la ocurrencia de este evento en el pasado, en el presente y en el futuro.

Los estudios y afirmaciones acerca de la evolución generalmente se refieren a dos aspectos distintos que son: (1) las investigaciones acerca del hecho o acción de la evolución y (2) las que se refieren al mecanismo de la evolución. Lo primero abarca disciplinas biológicas como la **paleontología**, la **sistemática**, la **biología comparada**, la **biología de poblaciones**, etc., que muestran de manera inequívoca la ocurrencia de la evolución. Lo segundo, abarca afirmaciones acerca del mecanismo de la evolución, y son el objeto principal de estudio de la **genética de poblaciones**, informando de los factores, fuerzas o procesos que producen el cambio evolutivo, es decir, los mecanismos naturales que causan la descendencia con modificación. Una analogía cotidiana que ilustra esta distinción, es con el tiempo meteorológico. Las precipitaciones, los vientos, las gotas frías, los tifones, son las evidencias que constituyen las afirmaciones del hecho o acción del tiempo atmosférico. Ahora bien, si se quiere explicar por qué se dan los diferentes fenómenos meteorológicos, entonces, se tiene que introducir en el ámbito de las afirmaciones del proceso o de los mecanismos

meteorológicos. Así, se debe proponer factores tales como, las diferencias de temperatura entre distintas masas de aire, que producen los fenómenos meteorológicos.

Desarrollo

Evidencias de la evolución

I. Registro fósil

Aunque parte de la historia de la evolución se puede inferir a partir de organismos vivos, la evidencia más directa de esa historia es encontrada en el registro fósil. Los fósiles nos hablan de la existencia de innumerable criaturas que existieron en el pasado y que no dejaron descendencia viviente, de los mayores episodios de extinción y diversificación, y de los movimientos de los continentes y de la distribución pasada en relación con la presente de los organismos. Sólo a partir de estos registros podemos obtener una estimación de tiempo para los eventos evolutivos, así como evidencia de las condiciones ambientales en las que ocurrieron (Futuyma 2005). El registro fósil ante todo, es la prueba que documenta los cambios en la vida pasada en la tierra, proporcionando una dimensión de tiempo para el estudio de la vida (Fig. 1). Las primeras observaciones más básicas sobre fósiles y sedimento rocoso se hicieron mucho antes que Charles Darwin (1809–1882) formulara su teoría de la "descendencia con modificación". El registro fósil muestra los cambios en la vida a través de cualquier secuencia de capas de rocas sedimentarias, en el cual se preservaron diferentes grupos o conjuntos de especies fósiles.



Figura 1. Fósiles de cefalópodos.

Estimación de tiempo en el registro fósil

El estudio sobre la secuencia de aparición de fósiles en las rocas (bioestratigrafía) revela el orden de tiempo relativo en que los organismos vivieron. Aunque esta escala de tiempo relativo es señal de que una capa de roca es más joven o más viejo que el otro, no es señal de la edad de un fósil o roca, en años. El descubrimiento de la radiactividad a finales del siglo diecinueve permitió a los científicos desarrollar técnicas para determinar con precisión la edad de los fósiles, rocas, y de los acontecimientos de la historia de la tierra en el pasado distante. A través de datación isotópica se ha podido determinar que la edad de los fósiles del Cámbrico es de aproximadamente 540–500 millones de años, que los fósiles más antiguos conocidos se encuentran en rocas de alrededor de 3,8 mil millones de años, y que el planeta tierra tiene unos 4,6 millones de años de edad.

La determinación de la edad de una roca implica el uso de minerales que contienen elementos radiactivos naturales donde la medición de la cantidad de cambios o deterioro en estos elementos es usado para calcular aproximadamente cuántos años se formó la roca. Los elementos radioactivos son inestables. Ellos emiten partículas y energía a una velocidad relativamente constante, y través del proceso de desintegración radiactiva se van transformando en otros elementos no radiactivos que son estables. De esta manera, los elementos radiactivos pueden servir como relojes naturales, porque su tasa de emisión o de decaimiento es medible y no es afectado por factores externos. Alrededor de 90 elementos químicos se producen de forma natural en la Tierra. Por definición, un elemento es una sustancia que no se puede romper en una forma más simple por medios químicos ordinarios. Las unidades estructurales básicas de los elementos son diminutos átomos, constituidos por partículas aún más diminutas, subatómicas, llamadas protones, neutrones y electrones. Para ayudar en la identificación y clasificación de los elementos, los científicos han asignado un número atómico de cada tipo de átomo. El número atómico de cada elemento es el número de protones en un átomo. Por ejemplo, un átomo de potasio (K) tiene 19 protones en su núcleo, por lo que el número atómico para el potasio es 19.

Naturaleza del registro Fósil

La validez y las limitaciones de los datos paleontológicos (datos fósiles) para el estudio de los procesos de evolución orgánica ha sido continuamente un tema de discusión desde el inicio de las teorías evolucionistas hasta la actualidad. Charles Darwin (1859) dedicó el capítulo noveno de su libro titulado “El origen de las especies” a la imperfección del registro geológico, incluyendo el tema de la pobreza de las colecciones paleontológicas. Los datos paleontológicos han aumentado y mejorado principalmente durante los dos últimos siglos hasta proporcionarnos una idea fundamentada y contrastable, aunque parcial y sesgada, del registro fósil y de la historia de la **biosfera** (Paul y Donovan 1998, Fernández 2000).

Hay varias razones porque ciertos registros fósiles son raros o escasos. En primer lugar, hay diversas clases de organismos que raramente llegan a fosilizar porque son delicados, carentes de partes duras, o porque ocupan ambientes, tales como, bosques húmedos donde la descomposición es rápida, impidiendo el proceso de fosilización. En segundo lugar, porque los sedimentos que se forman generalmente en cualquier lugar, contienen típicamente sólo una fracción pequeña de las especies que habitaban la región en el tiempo. En tercer lugar, para que los fósiles puedan ser encontrados, significa que los sedimentos fosilíferos deben primero convertirse en rocas, las rocas deben persistir durante millones de años, sin ser erosionadas, metamorfoseadas o hundidas, y deben entonces estar expuestas y accesibles para los paleontólogos. Por último, los cambios evolutivos probablemente no ocurrieron en determinadas localidades que tenían los estratos desde un tiempo ancestral. Una especie que desarrolló nuevas características en cualquier otro lugar, puede aparecer en el registro local, totalmente formado, después de haber emigrado a estas determinadas localidades (Futuyma 2009). A pesar de todas las dificultades del registro fósil mencionadas, estas propiedades no disminuyen la utilidad de los datos paleontológicos para identificar e interpretar los sucesivos eventos, como los de extinción por ejemplo (Fernández 2000). La información del registro fósil es la única información disponible sobre los taxa extinguidos y su orden de sucesión. En ciertos casos, pequeñas piezas de registro fósiles encontradas en ciertas localidades, han ofrecido una historia evolutiva detallada en algunos grupos de organismos, como los abundantes protistas planctónicos (foraminíferos) con conchas duras, dejando un registro excepcional (Fernández 2000). En ciertos aspectos, la distribución temporal de muchos taxa superiores (por ejemplo, Phylum y Clase), el registro fósil es suficiente para proporcionar un razonable retrato del evento (Benton *et al*. 2000). En otros aspectos, el registro fósil es extremadamente incompleto (Jablonski *et al*. 1986), y consecuentemente el origen de muchos taxa no ha sido bien documentado. Las aproximadamente 250.000 especies fósiles descritas representan mucho menos que el 1% de las especies que vivieron en el pasado. Futuyma (2009) señala que la insuficiencia del registro fósil se debe a que (1) muchos períodos de tiempo (en calendario geológicos) están representados por pocas formaciones sedimentarias en todo el mundo, (2) muchos **linajes** están representados solo por intervalos de tiempo extensamente separados, a pesar de haber estado probablemente presentes en el entre tanto, (3) muchas especies extintas de organismos grandes y conspicuos son conocidos por uno o unos pocos ejemplares, y (4) nuevos taxa fósiles se han encontrado a un ritmo constante, lo que indica que muchas formas aún no han sido descubiertas.

Dos de las preguntas más básica que se pueden hacer del registro fósil son, primero, si proporciona evidencia para el cambio evolutivo a través de descendencia con modificación; segundo, si la evolución es o no gradual, como lo propuso Darwin (Futuyma 2009). La primera pregunta es inequívocamente sí. El marco básico para la comprensión de la evolución es el hecho de que todos los seres vivos tienen padres (sobre todo dos, pero no

siempre). La terminología **"descendencia con modificación"**, se refiere al hecho de que las nuevas variaciones en los individuos son el resultado de la transmisión de rasgos, la mitad aportados por la madre y la otra mitad por un padre (Hannibal y Middleton 2009). Para Darwin, la historia de la vida es como un árbol con ramas que representan la diversidad de la vida. La descendencia con modificación, explica la unidad de la diversidad de la vida, refiriéndose a que todos los organismos están relacionados a través de un ancestro que vivió en un pasado remoto; y la Selección Natural es el mecanismo para este proceso evolutivo, y la causa de la selección adaptativa de una característica o rasgo, que incrementa la supervivencia y/o el éxito reproductivo de un organismo, y por lo tanto va siendo más frecuente en la población. La selección natural produce el cambio evolutivo cuando los individuos con ciertas características poseen una tasa de supervivencia o reproducción más alta que otros individuos de la población, y pasan estas características genéticas heredables a su progenie (Futuyma 2009). De forma simple, la selección natural es el diferencial en supervivencia y reproducción entre genotipos diferentes, o hasta en genes diferentes, en lo que podríamos llamar el éxito reproductivo (Futuyma 2009). Con respecto a la segunda pregunta, el registro fósil proporciona muchos ejemplos de cambio gradual (Fig. 2a), pero se debe admitir la posibilidad que algunos rasgos o características han evolucionado a través de grandes y discontinuos cambios. También hay evidencia de cambios rápidos y repentinos que luego se mantienen en "estasis". Este patrón fue bautizado por Niles Eldredge y Stephen Jay Gould en 1972 como "Equilibrio Puntuado" (Fig. 2b). El equilibrio "puntuado" es una teoría sobre el proceso de formación de especies a partir de otras ya existentes (o especiación) en el tiempo geológico. Como tal, trata del ritmo y del modo de la evolución. Por lo que respecta al modo, sostiene que los cambios evolutivos importantes se producen por rápidos cambios (puntuado) y un evento de especiación divergente, y no básicamente por la transformación total o gradual de un linaje en otro (Anagénesis clásica), noción tradicional de cambio lento y gradual (Eldredge y Gould 1972). En lo que hace al ritmo, sostiene que la adecuada ordenación geológica de la especiación (patrón de cambio en el registro fósil), prueba que esas desviaciones fueron hechos geológicamente instantáneos, y que, tras este rápido origen (rápidos cambios y especiación), la mayoría de las especies fluctúan ligeramente en su morfología, sin ser detectable, permaneciendo en estado estático (estasis) durante varios millones de años (Eldredge y Gould 1972).

II. Estudios filogenéticos y homologías

Los biólogos evolutivos han desarrollado métodos de "reconstrucción" del árbol de la vida, a través de la estimación de las relaciones filogenética o genealógica entre los organismos (es decir, que las especies comparten un ancestro común más reciente, que comparten ancestros distantes, y que comparten antepasados aún más lejanos). La representación resultante de las relaciones no sólo es fascinante en sí misma (ejemplo es pensar en uno mismo como especie,

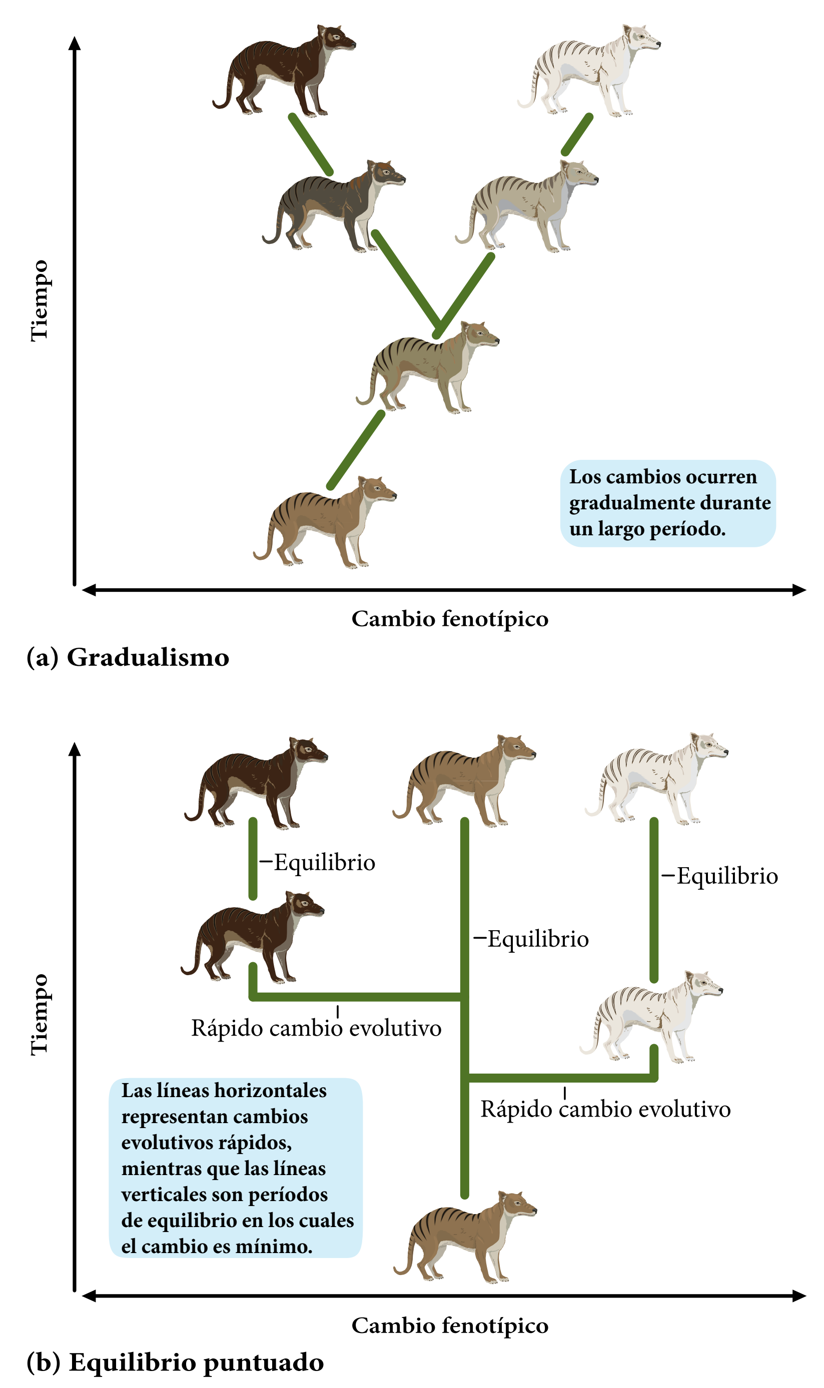


Figura 2. Modelos de evolución, **(a)** con cambios graduales (lentos) y **(b)** puntuales (rápidos).

en relación con las especies de estrellas de mar, de mariposas, o de hongos), también es una base importante para la comprensión de muchos aspectos de la historia de la evolución, como los procesos por los que diversas características han evolucionado.

Una **filogenia** es una hipótesis sobre la historia evolutiva de un grupo de organismos. La estimación de las relaciones filogenéticas entre especies, en un contexto evolutivo cae dentro del ámbito de la disciplina de la **Sistemática** (área de la biología encargada de clasificar

a las especies a partir de su historia evolutiva (**filogenia**), y por lo tanto las relaciones entre especies, ha sido estrechamente asociado con la clasificación y denominación de los organismos (**Taxonomía**). Así, una filogenia es un árbol donde ambos, la topología o forma y longitud de las ramas representan la información sobre la historia evolutiva de las especies (Fig. 3).

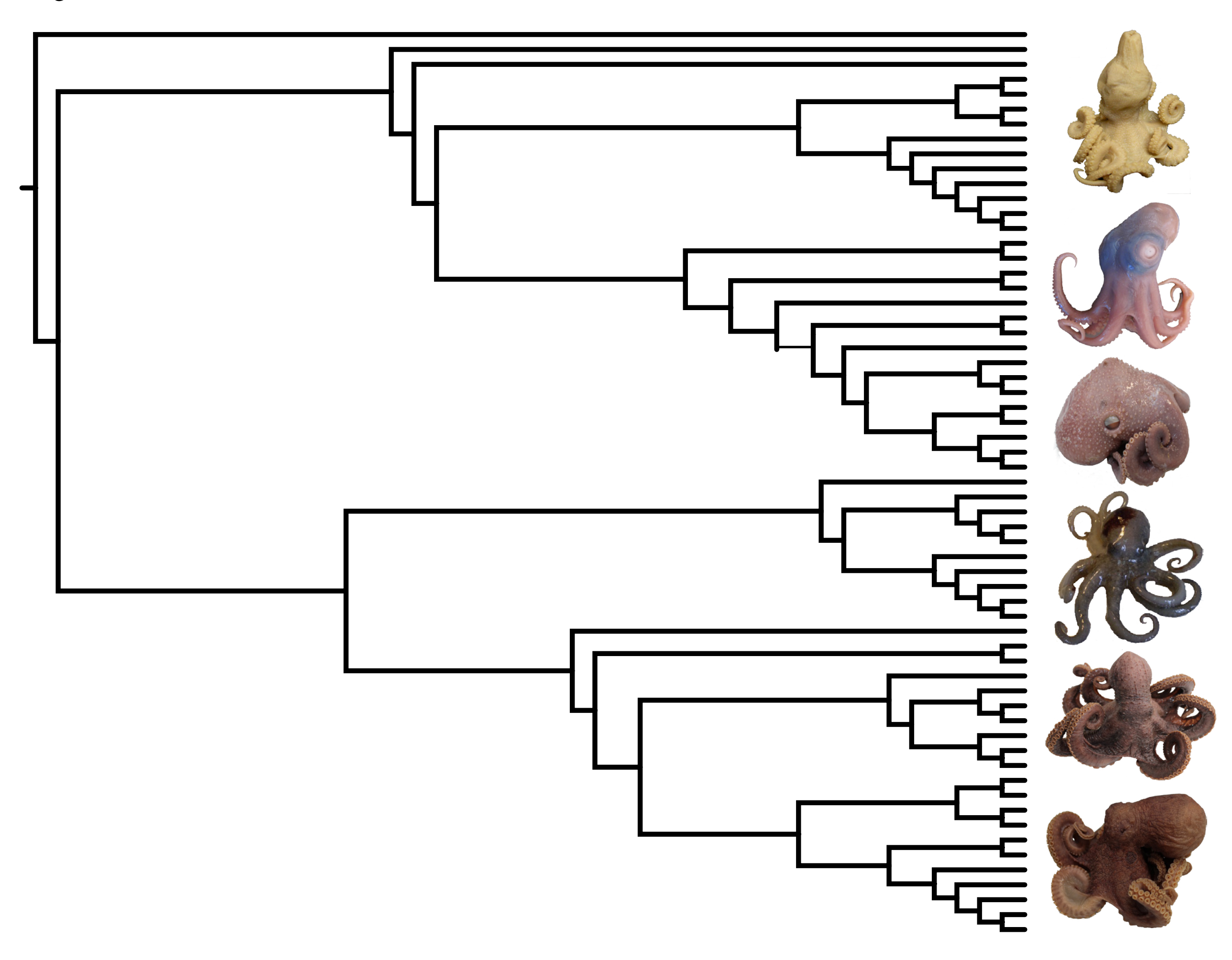


Figura 3. Arbol de especies que contiene información sobre los patrones (topología) de la diversificación de especies.

La finalidad de los análisis filogenéticos es estimar una filogenia (árbol filogenético) que muestre la historia evolutiva del grupo taxonómico de estudio. Es decir, el objetivo final es un árbol filogenético que sea reflejo del proceso de evolución, donde las entidades biológicas son el resultado de la "descendencia con modificación" (Darwin 1859) entre especies ancestrales y descendientes (Peña 2011, Wiley y Lieberman 2011). Una manera de cumplir este objetivo es mediante la búsqueda de indicios de descendencia con modificación en las especies, ya sea con caracteres morfológicos o moleculares. Por ejemplo, se puede utilizar el carácter morfológico **"notocorda"** o **cuerda dorsal** embrionaria que apareció en la especie ancestral de todos los cordados, y ha sido heredada y modificada múltiples veces

(estados del carácter) a lo largo de la historia evolutiva del filo Chordata. La aparición de un esqueleto rodeando la notocorda (o vestigios de ésta), se utiliza para agrupar al grupo "vertebrados". En el contexto filogenético, el grupo que incluye la especie ancestral, donde apareció este estado del carácter, y todas sus especies descendientes se denomina **clado** o **grupo monofilético**, denominando al grupo de especies que han evolucionado a partir de una especie ancestral común, y todos los descendientes de ese ancestro están incluidos en el grupo (en este caso, clado Vertebrata).

En la inferencia de las relaciones filogenética entre taxa vivientes, algunos taxa comparten un ancestro común más reciente que con otros. Si tales afirmaciones son correctas, entonces habría alguna correspondencia entre el tiempo relativo de origen de los taxa, como es inferido desde un análisis filogenético, y el tiempo relativo de aparición en el registro fósil. Sin embargo, se puede esperar que esta correspondencia sea imperfecta debido a la gran imperfección del registro fósil, como por ejemplo, un grupo que se originó en un pasado lejano, y que pudiera ser recuperado sólo de depósitos recientes. Por otra parte, a pesar que un linaje puede haber divergido tempranamente, puede no haber adquirido sus caracteres diagnósticos hasta mucho más tarde. Un ejemplo es el clado de los Sinápsidos que adquirieron los caracteres diagnósticos de los mamíferos hasta mucho tiempo después de haber ido distanciándose de otros reptiles. Sin embargo, en muchos taxa hay una fuerte correspondencia general entre, el orden de ramificación filogenética y el orden de aparición en el registro fósil (Norell y Novacek 1992, Benton y Hitchin 1997). Sólo a través del análisis filogenético de las especies vivas, se puede inferir si el ancestro común de los diferentes órdenes de mamíferos, de mamíferos y reptiles, de estos grupos y anfibios, y de todos los tetrápodos y peces Sarcopterigios es secuencialmente mayor. Luego sigue evidenciar si la secuencia en la que estos grupos aparecen en el registro fósil coincide con la filogenia. Un notable ejemplo de correspondencia es ofrecido por los insectos "con cola de cerdas" y sin alas (orden Archaeognatha, Fig. 4), que durante mucho tiempo han sido considerados para representar el "plan corporal" básico de insectos ancestrales. Recientemente, un fósil de los

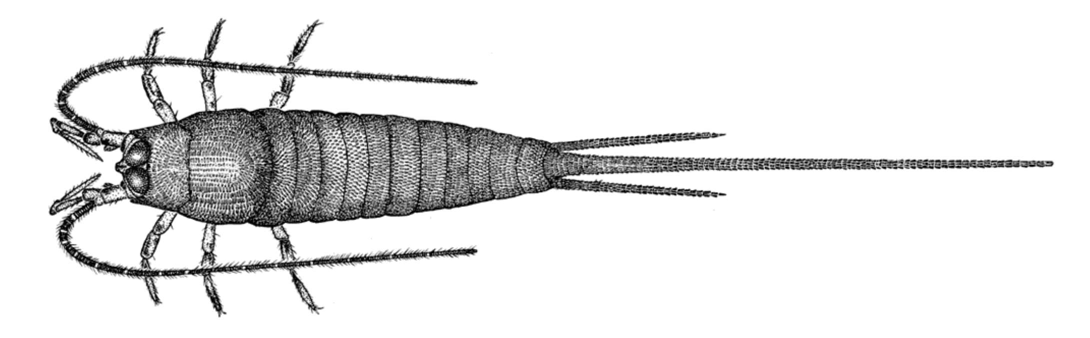


Figura 4. Insecto "con cola de cerdas" y sin alas (orden Archaeognatha).

con cola de cerdas fue descubierto en depósitos del Devónico temprano. Es el más antiguo de los insectos fósiles conocidos, y es tan antiguo, como era de esperar, ya que son considerados filogenéticamente más basal que los otros órdenes de insectos.

Las relaciones filogenéticas a menudo se pueden aclarar con información de especies extintas (Donoghue *et al.* 1989). Por otro lado, algunos caracteres pueden haber sido tan altamente modificado, que es difícil rastrear sus transformaciones evolutivas, o incluso para determinar su homología. En tales circunstancias, los fósiles pueden proporcionar la crucial información que falta. Un ejemplo es que algunos autores han postulado que los mamíferos y las aves son grupos hermanos, pero el registro de fósiles de reptiles parecidos a los mamíferos, y los de dinosaurios parecidos a las aves, demostraron que esta hipótesis era errónea (Futuyma 2009).

El estudio de la anatomía y embriología comparada permitió a Darwin y a sus contemporáneos aportar pruebas fehacientes del grado de parentesco entre organismos. En ambas ramas de la biología se estudian las **"homologías"** entre estructuras anatómicas o patrones de semejanza durante el desarrollo, para reflejar el grado de parentesco entre organismos (Zamora 2002). El término homología, en un sentido no evolutivo o pre-darwiniano, fue acuñado por el zoólogo Richard Owen (1804–1892) en el siglo XIX y hacía referencia a una similitud entre organismos, obedeciendo a que compartían el mismo plan de organización. Owen, que era un estudioso de la morfología, e idealista, entendía las estructuras homólogas (las extremidades de un lagarto y de un mamífero, por ejemplo) como partes correspondientes al mismo plan o arquetipo. En este mismo sentido pre-darwiniano, encontramos que existe otro tipo de similitudes entre organismos, las **"analogías"**, cumplen funciones parecidas por medios semejantes, sin tener el mismo origen evolutivo. Los ojos de los vertebrados y de los cefalópodos son similares superficialmente (el ojo de un hombre y el de un pulpo, por ejemplo), ambos tienen lentes y retina, están adaptados a discernir formas y figuras, pero, si se estudian en detalle, presentan pequeñas diferencias anatómicas importantes. En cambio el miembro pentadáctilo de los tetrápodos por ejemplo (Fig. 5), vemos que no existe una razón clara, ni funcional ni ambiental, de por qué presentan cinco dedos; ni tampoco que el brazo esté formado por un hueso único y el antebrazo de dos huesos (lo que en conjunto se denomina miembro quiridio). Todos ellos, ya vivan en ambientes terrestres como acuáticos, caminen, naden o vuelen, presentan un patrón estructural basado en un miembro con cinco dedos, aunque durante el desarrollo puedan perder varios dedos (como es el caso de las aves, algunos lagartos y los caballos, por ejemplo). Si a un ingeniero se le encargara diseñar estructuras para realizar funciones tan diferentes como nadar o caminar no habría usado los mismos materiales ni el mismo plan estructural; lo habría hecho mejor. Este tipo de similitudes, no funcionales, son homologías en sentido pre-darwiniano y, como comentamos anteriormente, hacen referencia a un "plan natural".

Desde el punto de vista evolutivo, las homologías son evidencias de ascendencia común, es decir, caracteres que presentan los organismos que pertenecen a un mismo linaje. El que todos los tetrápodos presenten en sus extremidades variaciones de un miembro pentadáctilo, independiente de su modo de vida, tiene significado si lo entendemos bajo la explicación de que todos evolucionaron a partir de un organismo que ya poseía esta estructura. En cambio, si los distintos tetrápodos se hubieran originado de manera independiente no habría ningún motivo para que todos presentaran, por ejemplo, cinco dedos en sus extremidades. Aunque las homologías morfológicas son las más conocidas, también existen otro tipo, las homologías

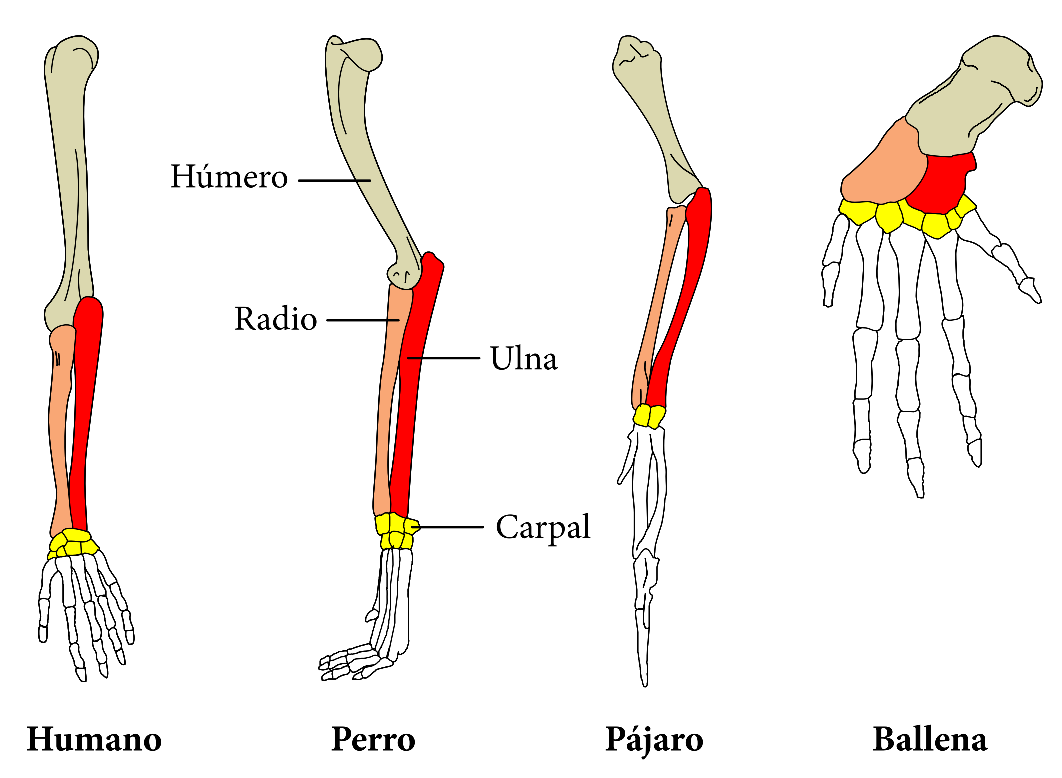


Figura 5. Ejemplo de homologías morfológicas. Plan básico de los huesos de las extremidades anteriores de algunos tetrápodos.

moleculares, que como complemento de las anteriores, ofrecen información sobre relaciones de parentesco más amplia, no restringida a un grupo de organismos determinados, sino al conjunto de los seres vivos.

Homologías morfológicas

Concluir si los caracteres de dos organismos son homólogos o no, puede ser una tarea fácil o extremadamente difícil. Los criterios comunes usados para distinguir homologías de analogías son: (1) la correspondencia de posición relativa respecto a otras partes del cuerpo; (2) la correspondencia en estructura (partes en las que el carácter está compuesto) y (3) correspondencia en el desarrollo embrionario, ya que en ocasiones la correspondencia sólo

es evidente en estadíos tempranos del desarrollo. Se puede deducir que el miembro posterior de un ave es homólogo al de un cocodrilo porque existe entre ellos una correspondencia en la posición (ambas se articulan con el acetábulo de la pelvis) y presentan una estructura similar (ambas tienen estructura de miembro quiridio), aunque en el adulto esta correspondencia

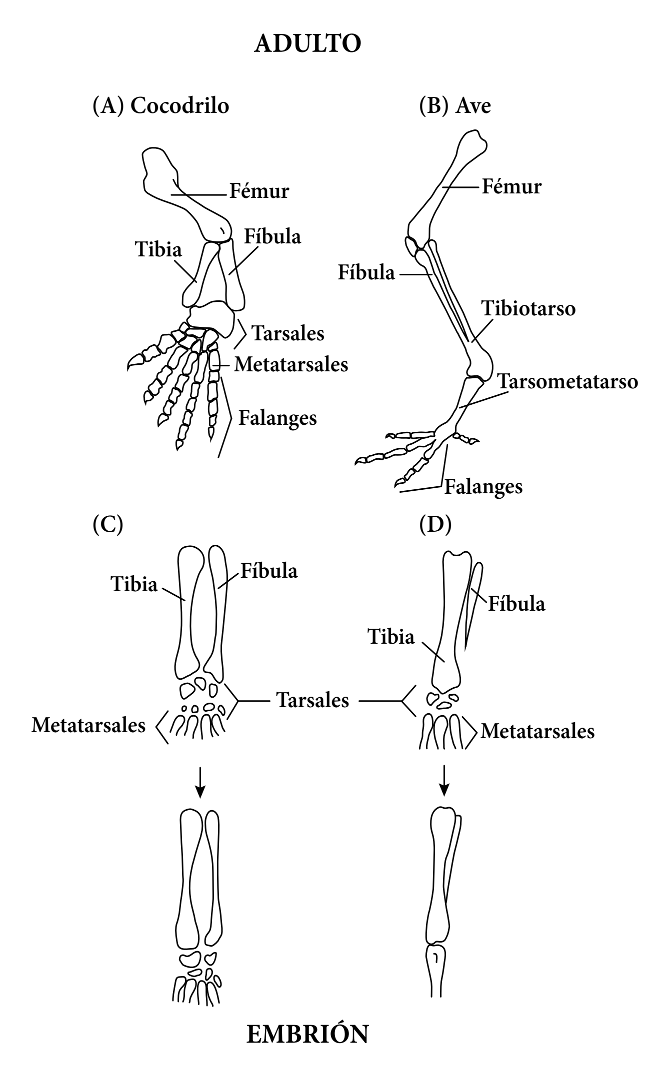


Figura 6. Extremidades posteriores de un cocodrilo adulto **(A)** y un ave adulta cualquiera **(B)**. La Estructura homologa del miembro es más evidente en el embrión (**C** y **D**, respectivamente) que en el adulto, sobre todo por el hecho de en aves, durante el desarrollo, algunos elementos esqueléticos se fusionan (tibia-tarso y tarso-metatarso) o se pierden (el dedo V), (Futuyma 1998).

desaparece (Fig. 6A y 6B). Si observamos este miembro en el embrión, la correspondencia estructural es más obvia (Fig. 6C y 6D). Durante el desarrollo embrionario de las aves, el tarso proximal se fusiona con la tibia (formando el tibio-tarso) y el tarso distal con el metatarso (tarso-metatarso), por lo que los huesos de las extremidades posteriores de un pájaro adulto no parecen corresponder con los de un cocodrilo.

El argumento de las homologías puede ser aún más persuasivo a la hora de demostrar que los caracteres compartidos son una prueba de que los organismos tienen el mismo origen (Zamora 2002). Si no fuera de ese modo, y las especies hubieran sido creadas de forma independiente, ¿cómo podríamos explicar la existencia de órganos vestigiales, funcionalmente ineficaces, o la presencia de órganos que no produzcan ninguna ventaja al organismo que las porta?.

Existen algunos miembros de los tetrápodos que han perdido las extremidades. Por ejemplo, las ballenas modernas, que no poseen las extremidades posteriores, o las serpientes, que han perdido ambas. Sin embargo, si observamos la estructura ósea en ambos grupos de organismos, a la altura de la columna vertebral, donde deberían situarse los miembros posteriores, encontramos un conjunto de huesos claramente homólogos con los de la pelvis de cualquier otro tetrápodo (Fig. 7). Estas estructuras son vestigiales (porque no se utilizan

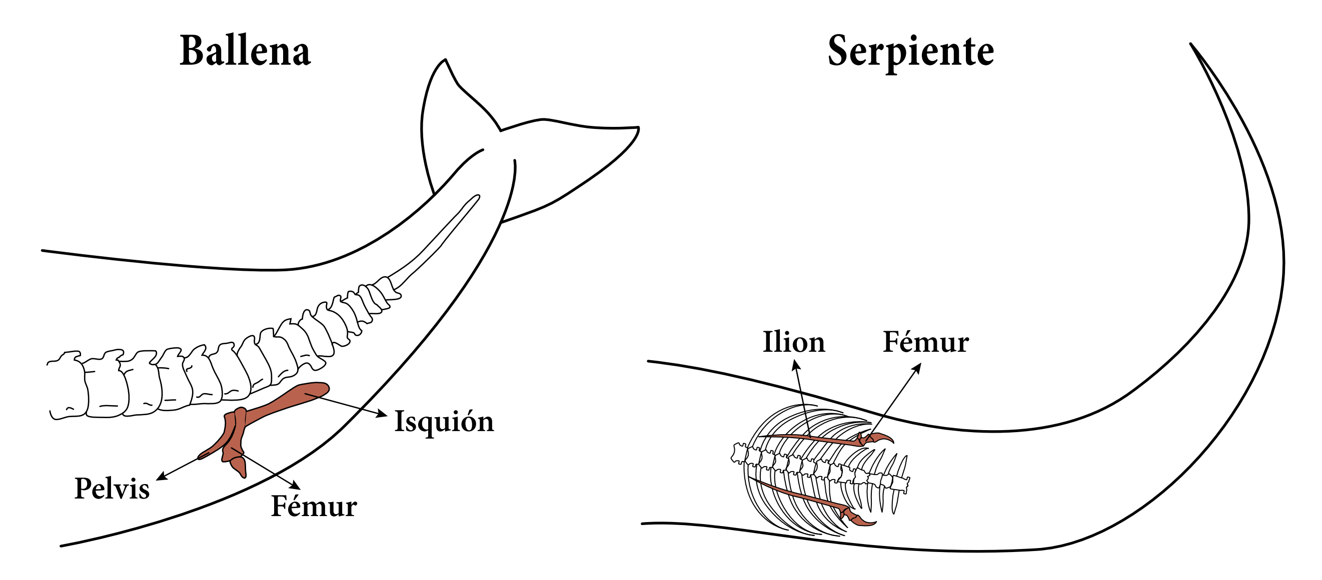


Figura 7. Las ballenas y las serpientes carecen de apéndices posteriores. Sin embargo, en su esqueleto presentan vestigios de huesos homólogos a los miembros posteriores de otros tetrápodos.

para que se articulen con ellos los miembros posteriores, que sería su función original), cuya presencia sugiere que tanto ballenas como serpientes han evolucionado de los tetrápodos en lugar de ser creados independientemente. Algunas de estas homologías pueden ser además desventajosas (costosas) o **maladaptaciones** para el organismo que las porta. Estas estructuras u órganos pueden ser consecuencia del efecto que ejerce la historia filogenética sobre los caracteres que observamos en las especies actuales y que se conoce como **"lastre filogenético".** Esto implica que la filogenia limita la adaptación porque una especie hereda algunos rasgos morfológicos de sus antecesores que no pueden ser transformados por los factores selectivos. Así, las características de toda especie actual sería el resultado

fundamentalmente de las características que tenía el taxón del que proviene. Estos caracteres heredados pueden considerarse en algunos casos como **maladaptaciones** o imperfecciones en las especies actuales. Las maladaptaciones pueden ocurrir cuando el proceso adaptativo puede verse anulado: 1) porque no hay posibilidad de selección natural (selección natural no es influyente) y 2) porque la selección natural que ocurre dentro de las generaciones no llega a materializarse en un estado de adaptación. Un ejemplo clásico de maladaptación, consecuencia de lastre filogenético, es el último molar en humanos, las llamadas muelas del juicio, que generalmente deben ser extraídas porque no existe suficiente espacio en las mandíbulas para un completo desarrollo de las mismas, pero que fueron funcionales en nuestros antepasados que poseían mandíbulas más grandes (Zamora 2002).

Homologías moleculares

A nivel molecular encontramos también evidencias de ascendencia común de valor inestimable. El ejemplo más conocido es el del código genético. Se trata de la relación entre los tripletes de las bases del ADN (Timina, Citosina, Adenina y Guanina) y los aminoácidos (20 diferentes) que codifican. Este código es universal para todos los seres vivos y puede ser confirmado, por ejemplo, aislando el ARN mitocondrial (ARNm) que sintetiza la hemoglobina de un conejo e inyectándosela a la bacteria *Escherichia coli* (Zamora 2002). Esta bacteria no produce hemoglobina de forma natural, pero cuando es inyectada con este ARNm fabrica hemoglobina de conejo. La maquinaria para descodificar el mensaje debe ser, por lo tanto, común para los conejos y *E. coli*; y si es común para ambos es razonable inferir que todos los seres vivos tengan el mismo código.

La explicación más extendida de por qué el código genético es universal se basa en que es un accidente histórico. En el mismo sentido que el lenguaje humano es arbitrario, el código genético lo es también. No hay ninguna razón para que a un mismo objeto se le nombre de manera distinta (con una particular secuencia de letras) en cada una de las lenguas humanas (hombre, homme, man, människa, uomo, por ejemplo). Así que, si encontramos a más de una persona utilizando la misma palabra para nombrar al mismo objeto, es porque la han aprendido de la misma fuente. Es decir, implica un ancestro común. Por el mismo razonamiento, se piensa que el lenguaje usado en el código genético es arbitrario y que su elección fue un accidente. El hecho de que sea universal se explica por su rápida evolución en la historia de la vida, donde las primeras formas de vida fueran el ancestro común de todas las especies posteriores. La universalidad del código genético proporciona una evidencia importante de que todos los seres vivos comparten un único origen. Sin embargo, el código genético no es la única homología molecular que podemos encontrar. Los mismos tipos de macromoléculas (ADN, ARN, histonas, citocromos, enzimas respiratorias, etc.) y rutas metabólicas básicas aparecen tanto en los metazoos como eucariotas más primitivos. Sin

embargo, existe también una gran especificidad molecular a cualquier nivel taxonómico, lo que nos lleva a poder utilizar las homologías moleculares para inferir relaciones filogenéticas, o de parentesco entre las especies. Además, dada la precisión de la información aportada por los datos moleculares, mucho mayor que la de los datos morfológicos, el análisis de los caracteres se simplifica notablemente. En el estudio de los aminoácidos de una proteína no podemos buscar si las similitudes entre dos especies son reales o superficiales (analogías), ya que no podemos diseccionar los aminoácidos y estudiar su desarrollo embrionario (como se hace en el estudio de las homologías morfológicas). Una molécula de metionina es simplemente eso, metionina. Otro argumento a favor de los datos moleculares para inferir filogenias está en la gran cantidad de evidencias que proporcionan. El citocromo c, por ejemplo, tiene 104 aminoácidos, proporcionando 104 piezas de evidencia filogenética. Un típico estudio morfológico puede estar basado en alrededor de 20 caracteres, y en casos muy excepcionales se puede llegar a alrededor de 50 caracteres. La anatomía, el desarrollo embrionario y la composición bioquímica de cada especie contienen innumerables caracteres que son similares entre especies, como el miembro pentadáctilo y el código genético, pero que no lo serían si las especies tuvieran orígenes independientes.

III. Genes y Genomas

El proceso fundamental de la evolución es un cambio en las características hereditarias, es decir una alteración de la composición genética de una población o especie. Para entender el proceso de la evolución, por lo tanto, es imprescindible conocer los fundamentos de la genética y comprender los diversos factores que pueden cambiar las características de los organismos a nivel genético.

En las poblaciones y especies los cambios evolutivos comienzan en el material genético realizado en los organismos individuales: **mutaciones**. Cada gen, cada variación en el ADN, cada característica de una especie, cada especie por sí misma, debe su existencia al proceso de mutación. Mutación no es la causa de evolución, del mismo modo que el combustible en el tanque de un automóvil es la causa de su movimiento. Pero, es la condición sin la cual no ocurre evolución, es el ingrediente necesario de la evolución, al igual que el combustible es necesaria, aunque no suficiente, para viajar por una carretera. El papel fundamental de la mutación hace que sea el punto de partida lógico en el análisis sobre las causas de la evolución (Futuyma 2005, 2009).

A excepción de ciertos virus, en que el material genético es ARN (ácido ribonucleico), los genomas de los organismos consisten de ADN (ácido desoxirribonucleico), compuesto por una serie de pares bases (pb) de nucleótidos, que consisten cada uno de una purina (A: adenina, o G: guanina) y una pirimidina (T: timina, o C: citosina). Un genoma haploide

(gamético) de la mosca de la fruta *Drosophila melanogaster* tiene alrededor de $1,5 \times 10^8$ pb, y el de un humano sobre $3,2 \times 10^9$ pb (3,2 mil millones). Sin embargo, el contenido de ADN varía mucho entre los organismos (diferenciándose en más de un centenar de veces). Un ejemplo es entre las especies de salamandras, algunas cuentan con ciento de veces más ADN que los humanos. Otro ejemplo es el genoma del protista unicelular *Amoeba dubin*, teniendo 200 veces más ADN, y por lo tanto más grande que el humano.

La palabra mutación se refiere tanto al proceso de alteración de un nucleótido(s), gen(es) o cromosoma(s) y para su producto, es el estado alterado de un gen o cromosoma. Antes del desarrollo de la genética molecular, una mutación se identificó por su efecto en un carácter fenotípico. Es decir, una mutación fue un cambio reciente surgido en la morfología, la supervivencia, comportamiento, o alguna otra propiedad que fue heredada y podría ser asignada (al menos en principio) a un locus específico en un cromosoma. En la práctica, muchas mutaciones están siendo descubiertas, caracterizadas, y nombradas por sus efectos fenotípicos. Por lo tanto, el término **"mutación"** se refiere a una alteración en un gen, en la forma, o de un alelo a otro, los alelos se distinguen por sus efectos fenotípicos. Sin embargo, en un contexto molecular, una mutación genética es una alteración de una secuencia de ADN, independientemente si tiene o no tiene ningún efecto fenotípico. Las mutaciones tienen consecuencias evolutivas, sólo si se transmiten a las generaciones sucesivas. Las mutaciones que se producen en las células somáticas pueden ser heredadas en ciertos animales y plantas en el que las estructuras reproductivas se originan del sistema somático; pero en aquellos en que la línea germinal es separada del somático tempranamente en el desarrollo, una mutación se hereda sólo, si se produce en una célula de la línea germinal.

Las huellas del pasado evolutivo son evidentes a nivel molecular. El hecho que los organismos hayan evolucionado sucesivamente a partir de ancestros relativamente simples, implica que un registro del cambio evolutivo está presente en las células de cada uno de los organismos, en nuestro ADN. Cuando una especie ancestral da lugar a dos o más descendientes, aquellos descendientes inicialmente exhiben una alta similitud en su ADN. Sin embargo, como los descendientes evolucionan independientemente, acumulan más y más diferencias en su ADN. En consecuencia, los organismos que están más distantemente relacionados, debieran acumular mayor número de diferencias evolutivas, mientras que dos especies que están más estrechamente relacionadas debieran compartir una mayor porción (similar) de su ADN (Raven *et al.* 2011). Para probar esta hipótesis, se necesita una estimación de las relaciones evolutivas que han sido desarrolladas a partir de datos distintos al ADN (sería un argumento circular el usar el ADN para estimar relaciones, y entonces concluir que las especies estrechamente relacionadas son más similares en su ADN, que con las especies menos relacionadas). Tal prueba de relaciones evolutivas podría ser proporcionada por el registro fósil, señalando cuando determinando tipos de organismos evolucionaron. Por

otro lado, mediante estudios comparativos de las estructuras anatómicas de los fósiles y de especies contemporáneas, se puede llegar a inferir que tan relacionadas están las especies entre sí. Un ejemplo es con el polipéptido de la hemoglobina humana, que al ser comparada con la hemoglobina de otras especies, las especies que están estrechamente relacionadas se encuentran mayor similitud molecular. Los chimpancés, gorilas, orangutanes y macacos, vertebrados que se consideran estrechamente relacionados con los humanos, tienen menos diferencias en la cadena β de la hemoglobina de 146 aminoácidos, que con mamíferos más lejanos, como los perros. Vertebrados no mamíferos difieren aún más, y la hemoglobina de los invertebrados son lo más diferente de todos (Fig. 8), (Raven *et al.* 2011). Patrones similares también son evidentes cuando el propio ADN se compara. Por ejemplo, los chimpancés y los humanos, que se considera que descienden de un ancestro común que vivió hace unos 6 millones de años, presentan algunas diferencias en su ADN. Entonces, ¿Por qué deberían las especies estrechamente relacionadas ser similares en el ADN?; debido a que el ADN es el código genético que produce la estructura de los organismos vivos, y por ende se podría esperar que las especies similares en apariencia y estructura general, como los humanos y los chimpancés, sean más similares en el ADN, que con las especies más disímiles, tales como los humanos y las ranas. Estos datos ponen de manifiesto cada vez más la extraordinaria

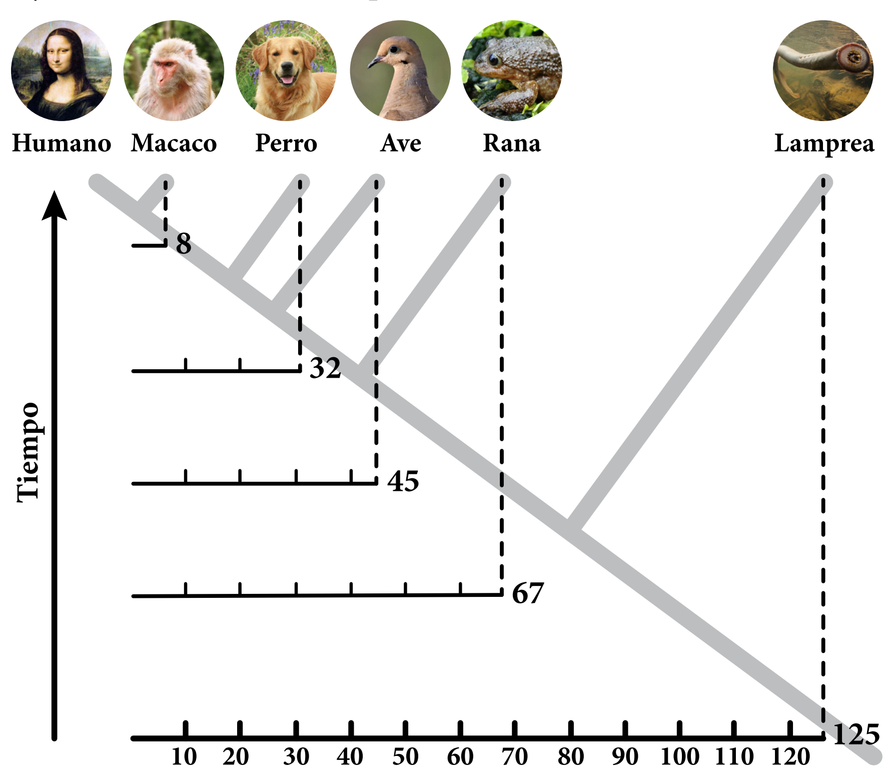


Figura 8. Las moléculas reflejan divergencia evolutiva. Se puede ver que cuanto mayor es la distancia evolutiva de los seres humanos (cladograma blanco), mayor es el número de diferencias de aminoácidos en el polipéptido de la hemoglobina de los vertebrados. (Modificado de Raven *et al.* 2011).

coincidencia de todos los seres vivos. Debido a esta coincidencia, la estructura y función de los genes y genomas se pueden entender a través de comparaciones entre las especies y modelos evolutivos. De hecho, es sólo por causa de este ancestro común que no ha habido nunca ninguna razón para pensar que la bioquímica humana, la fisiología o la función del cerebro, y mucho menos la función del genoma, no podrían entenderse mediante el estudio de la levadura, moscas, ratas y monos.

IV. Biogeografía

¿De dónde provienen los seres humanos?, ¿por cuales rutas se dispersaron por todo el mundo?, ¿por qué los canguros sólo se encuentran en Australia, mientras que los roedores se encuentran en todo el mundo?, y ¿por qué hay muchas más especies de árboles, insectos y aves en los trópicos que en los bosques de zona templadas?. Estas preguntas ilustran los problemas que la **biogeografía**, el estudio de la distribución geográfica de los organismos, intenta resolver. El estudio de la evolución de la distribución de los organismos está íntimamente relacionado con la geología, la paleontología, la sistemática y la ecología. Un ejemplo es el estudio geológico de la historia de la distribución de las masas de tierra y de los climas, que a menudo entrega una idea sobre las causas de la distribución de organismos. Ahora, del modo contrario, las distribuciones de los organismos también pueden proporcionar evidencia de los acontecimientos geológicos. De hecho, la distribución geográfica de los organismos fueron utilizados por algunos científicos como evidencia de la **deriva continental** mucho antes de que los geólogos estuvieran de acuerdo en lo que realmente sucedió. En algunos casos, la distribución geográfica de los taxa puede ser mejor explicada por circunstancias históricas; y en otros casos, los factores ecológicos que operan en el presente pueden proporcionar una mejor explicación (Futuyma 2009). De ahí que el campo de la biogeografía puede subdividirse a grandes rasgos en la **biogeografía histórica** y la **biogeografía ecológica**. Las explicaciones históricas y ecológicas de las distribuciones geográficas son complementarias, y ambas pueden ser importantes (Lomolino *et al.* 2010, Myers y Giller 1988, Ricklefs y Schluter 1993).

Charles Darwin y Alfred Russell Wallace (1823–1913) iniciaron el campo de la biogeografía. Wallace dedicó gran parte de su carrera a la disciplina y describió los principales patrones de distribución animal (zoogeografía) que siguen siendo válidos hoy en día. Las distribuciones de los organismos proporcionaron tanto a Darwin como Wallace, evidencia de que había ocurrido evolución. Para nosotros, en la actualidad, las razones de ciertos hechos de la biogeografía parecen tan obvias que casi no tienen mención. Si alguien nos pregunta por qué no hay elefantes en las islas de Hawaii, naturalmente se respondería que los elefantes no pueden llegar hasta allá. Esta pregunta asume que los elefantes se originaron en otro lugar, y a saber, en un continente. Pero, en una visión del mundo pre-evolutivo, bajo

el enfoque de la creación divina, que Darwin y Wallace tanto combatieron, tal respuesta no habría sido respaldada. Una respuesta más adecuada habría sido que el creador podría haber colocado a cada especie en cualquier lugar, o en muchos lugares al mismo tiempo. De hecho, habría sido razonable esperar que el Creador colocara una especie en cualquier parte que sea su hábitat, como la selva tropical, lo cual finalmente ocurrió así.

Darwin dedicó dos capítulos de "El origen de la especies" para demostrar que muchos hechos biogeográficos tiene poco sentido bajo una hipótesis creacionista, si una especie (1) tiene un lugar definitivo o región de origen, (2) adquiere una amplia distribución por dispersión, y (3) llega a modificarse y da origen a especies descendientes en las diversas regiones que llegó a migrar. En el tiempo de Darwin había poco indicio de que los continentes podrían haberse movido en el tiempo. Actualmente, el movimiento de grandes masas de tierra, explica ciertos patrones de distribución, y "el cómo están distribuidas las especies, puede ser una evidencia de evolución". Para Darwin, la distribución de muchas especies no tiene sentido, a menos que compartan un ancestro común. En una situación contraria, donde las especies fueran consideradas estáticas (que no cambian en el tiempo), entonces se hubiese esperado encontrar las mismas especies en zonas con condiciones ambientales similares en todo el mundo. Sin embargo, la teoría evolutiva predice que las especies modernas deben encontrarse cerca de donde estuvieron sus antepasados, independiente de las condiciones ambientales. Este fue el principal tipo de evidencia que convenció a Darwin. Durante su viaje en el Beagle, Darwin recolectó numerosos ejemplares de animales y plantas, así como de fósiles. De sus observaciones él pudo darse cuenta que la fauna de América del Sur era muy diferente a la fauna europea. Él observó también que los fósiles encontrados en América del Sur fueron muy similares a los animales vivos recolectados en esa región. De ahí surgió la pregunta, ¿Por qué se debería encontrar una colección "única" de animales, en el mismo lugar, de lo que parecía ser, de fósiles relacionados?. La mejor explicación a este patrón, fue que las especies sudamericanas existentes habían descendido de las especies fósiles ya extintas. Darwin llegó a proponer cinco puntos importantes: En primer lugar, "ni la semejanza ni la desemejanza de los habitantes de varias regiones pueden ser totalmente explicadas por las condiciones climáticas y otras físicas". Los climas y hábitats similares, como los desiertos y las selvas tropicales, se producen tanto en el antiguo como en el nuevo mundo; sin embargo, los organismos que habitan en ellos, no están relacionados. Ejemplo son los cactus (familia Cactaceae) confinados al nuevo mundo, y de las plantas parecidas a los cactus en los desiertos del viejo mundo, los cuales son miembros de familias distintas. Todos los monos del Nuevo Mundo pertenecen a un grupo anatómicamente distinguible (Platyrrhini), mientras que todos los monos del Viejo Mundo son de otro grupo (Catarrhini), aunque tengan hábitats y dietas similares. El segundo punto de Darwin es que, "las barreras de cualquier tipo u obstáculos a la migración, están relacionados de manera cercana e importante a las diferencias entre las producciones (de organismos) de varias regiones". Darwin observó, que las especies

marinas en la costa oriental y occidental de América del Sur eran muy diferentes. El tercer gran punto de Darwin es que "los habitantes de un mismo continente o del mismo mar están relacionados, aunque las propias especies difieren de un lugar a otro". El citó como ejemplo los roedores acuáticos de América del Sur (el coipo y carpincho), que son estructuralmente similares a, y en relación con, los roedores de América del Sur de las montañas y praderas, y no a los roedores acuáticos (castor, la rata almizclera) del Hemisferio Norte. Para Darwin fue importante demostrar que una especie no había sido creada en diferentes lugares, sino que tenía una sola región de origen, y desde ahí se había extendido. Él sugirió como evidencia particularmente convincente, los habitantes de las islas oceánicas, por estar constituidos precisamente de aquellos organismos que tienen una capacidad de dispersión a grandes distancias, y por la carencia de aquellos que no la tienen. Además, la distribución actual de las especies en las islas también es evidencia de un ancestro compartido. La teoría evolutiva predice que las islas que tienen ambientes similares, pero se encuentran en diferentes partes del mundo no se poblarán con las mismas especies. En su lugar, estas islas debieran estar ocupadas con especies de plantas y animales que están estrechamente relacionadas con especies del continente más cercano, incluso si el medio ambiente es muy diferente al de la isla. Un ejemplo son las plantas y aves de las Islas de Galápagos frente a la costa de Ecuador, Sudamérica. Estas islas no están pobladas por especies de otras islas volcánicas de alrededor del mundo, sino que están pobladas por especies relacionadas a las especies que se encuentran en las inmediaciones de las exuberantes zonas tropicales de América del Sur. Un cuarto punto propuesto por Darwin fue que la proporción de especies endémicas en una isla es particularmente alta cuando la oportunidad para la dispersión a la isla es baja. Finalmente como quinto punto, él propuso que las especies insulares a menudo muestran marcas de su ascendencia continental. Darwin observó los ganchos en las semillas en algunas plantas, y sugirió que eran una adaptación para la dispersión por mamíferos; sin embargo, en las islas oceánicas que carecen de mamíferos, muchas plantas endémicas aún mantienen las semillas con ganchos.

Las observaciones sobre la distribución geográfica de plantas y animales llevadas a cabo por Darwin, en su viaje alrededor del mundo a bordo del Beagle, contribuyeron en gran medida en el origen de sus ideas evolutivas. Y fueron sobre todo sus observaciones de las islas Galápagos las que más influyeron en ello. Darwin observó que la fauna y la flora de las Galápagos estaban relacionadas con las del continente sudamericano pero diferían en ciertos aspectos. En cada isla existían especies de animales y plantas diferentes de una a otra isla, que a su vez no existían en el continente americano.

La elevada diversidad de especies que se encuentra en algunos archipiélagos de origen volcánico se explica fácilmente por mecanismos evolutivos. Las islas volcánicas están inicialmente desprovistas de vida y son colonizadas por plantas y animales provenientes

desde un continente o islas cercanas. Las especies que llegan, muy pocas en muchos casos como consecuencia de la lejanía a tierras pobladas, encuentran numerosos ambientes o nichos ecológicos desocupados, sin competidores ni depredadores. En respuesta, dichas especies se multiplican y diversifican con rapidez dando lugar a lo que se denomina **"radiación adaptativa"**; proceso de evolución divergente de numerosos linajes relacionados

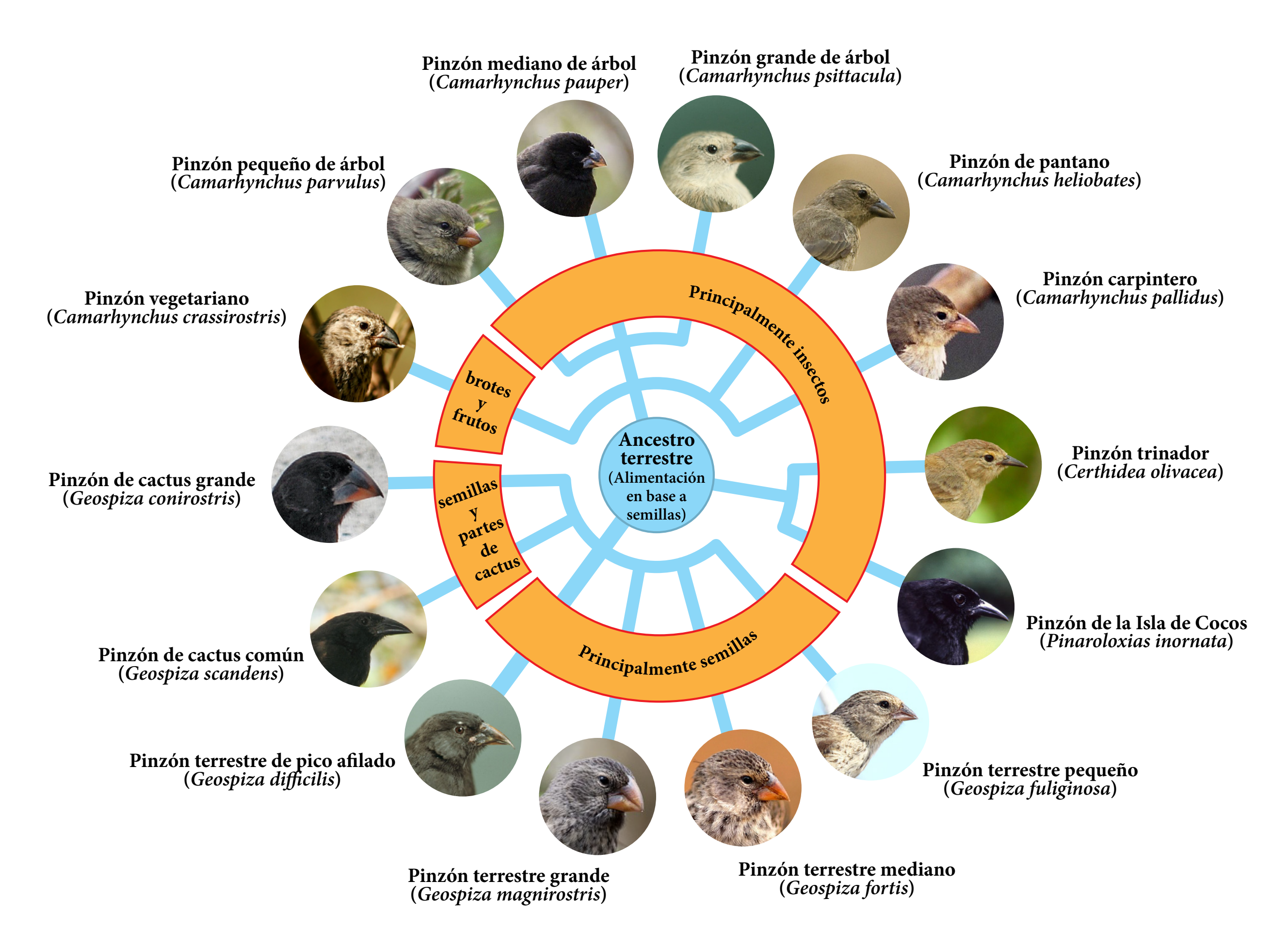


Figura 9. Radiación adaptativa de los pinzones de Darwin en las Islas Galápagos e Isla Cocos. Los picos de estas especies están adaptados a sus diversos hábitos de alimentación.

dentro de un tiempo relativamente corto, donde los linajes son modificados por diferentes formas de vida (Schluter 2000). Los denominados pinzones de Darwin comprenden en la actualidad a un grupo de 15 especies endémicas (14 se encuentran en las Islas Galápagos y uno en la Isla del Coco) cuyas relaciones filogenéticas han sido objeto de numerosos estudios (Fig. 9). Un estudio más reciente sobre la historia evolutiva del grupo en base a análisis de ADN mitocondrial identifica al género Tiaris, de la familia de los Fringílidos, habitantes de Centroamérica y Sudamérica, como los parientes vivos más próximos a los pinzones de Darwin y de los cuales se originó este grupo monofilético (Sato *et al.* 2001).

Un ejemplo extraordinario de la biogeografía para explicar la evolución de las "aves

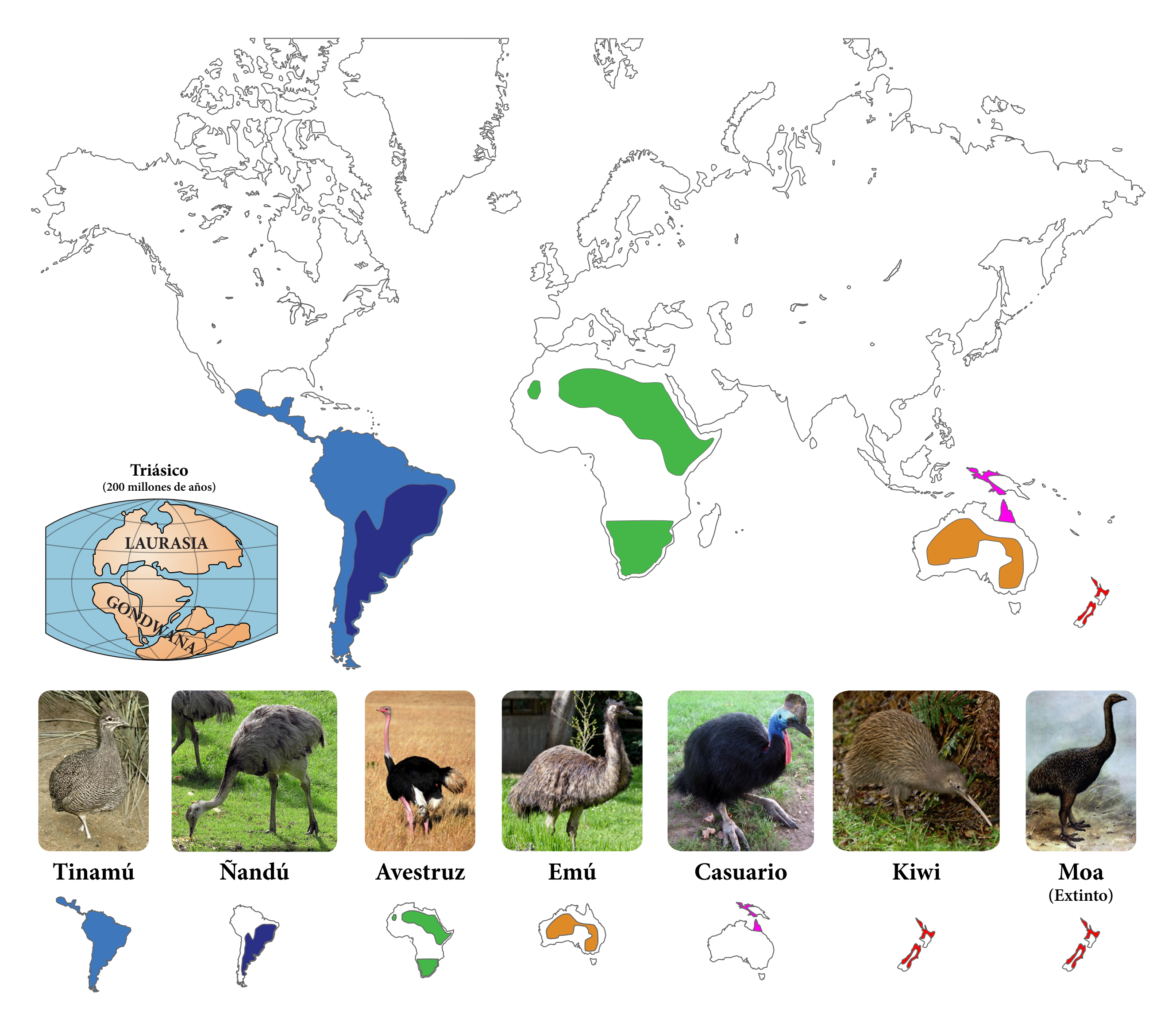


Figura 10. Las ratites son un clado de aves paleognatas originado en Gondwana hace más de 90 millones de años.

ratites" (Ratitae), (Sanmartin 2012), representan un clado de aves paleognatas originado en el súpercontinente de Gondwana (Sudamérica, África, Madagascar, Arabia, Australia, Antártica e India) hace más de 150 millones de años. La mayoría tiene un gran tamaño, plumas con aspecto de pelo, alas pequeñas en relación al cuerpo, cuellos largos, patas largas y robustas, y caderas anchas, son incapaces de volar, ya que su esternón carece de quilla. En este grupo de especies encontramos el avestruz, emú, ñandú, y kiwi entre otros. La incógnita más grande durante décadas era ¿cómo es que estas aves que no vuelan y tan emparentadas habitan en continentes a miles de kilómetros de distancia? (Fig. 10).

Conclusiones

Evidencias de la evolución biológica se han presentado en este capítulo, mediante

ejemplos simples que representan sólo un porcentaje muy pequeño de los estudios que podrían ser citados para cada línea particular de evidencias.

El registro fósil aunque siguen siendo extremadamente incompleto, por el estado de transición postulado en el origen de muchos taxa superiores que aún no han sido encontrados, existen ejemplos de tales formas tanto a niveles taxonómicos bajos y altos, con lo cual si se puede documentar importantes aspectos en la evolución de los caracteres. Además, varios descubrimientos en el registro fósil se ajustan a predicciones hechas, basadas en evidencia filogenética u otras líneas de evidencia. Por otra parte, aunque mucha incerteza acerca de las relaciones filogenética persiste, las filogenias que están bien sustentadas por una clase de caracteres, usualmente coinciden con las relaciones implícitas por otras evidencias. Ejemplo es que las filogenias moleculares sustentan mucho a las relaciones que se han postulado con datos morfológicos, considerando que son datos completamente independientes, por lo que su correspondencia justifica la confiabilidad de que las relaciones son reales, y que los linajes forman grupos monofiléticos, que han descendido de antepasados comunes. Las homologías son otra evidencia de ascendencia común donde las homologías morfológicas son la más conocidas, mientras que las homologías moleculares ofrecen información de parentesco que puede vincular transversalmente al conjunto de los seres vivos. De este modo, la revolución de la biología molecular y la genómica han proporcionado datos que evidencian la evolución, en una escala mayor, nunca antes vista. Estos datos han puesto de manifiesto la extraordinaria coincidencia de todos los seres vivos. Debido a esta coincidencia, la estructura y función de los genes y genomas se pueden entender a través de comparaciones entre las especies y modelos evolutivos. Finalmente la distribución geográfica de los seres vivos, nos demuestra la progresiva diversificación adaptativa que les ha permitido colonizar nuevos ambientes. Es decir, que las especies se han originado en áreas concretas a partir de la cual se han dispersado colonizando nuevos ambientes, dando lugar a un proceso de especiación, lo que genera la mayor diversificación de las especies, evidenciando la ocurrencia de evolución.

El conjunto de evidencian presentadas anteriormente, finalmente sustentan que la biología evolutiva es un poderoso y robusto campo de la ciencia. Su marco teórico abarca varios mecanismos básicos consistentes con patrones de eventos naturales que van fundando las evidencias que demuestran la acción de estos mecanismos. La evolución biológica es una teoría científica, y por lo tanto, no es una mera especulación o una hipótesis sin fundamento. Como teoría científica, contiene muchas hipótesis que han sido confirmadas o verificadas por observación y experimentación, y por lo tanto, aceptada como explicación de algunos hechos, y de esta manera constituyendo un cuerpo relacionado de leyes generales, principios o causas de algo conocido u observado. El complejo cuerpo de principios que explican que el cambio evolutivo es una teoría, es en el mismo sentido que lo es la Teoría Cuántica o la Atómica en física. Es decir, la Teoría Evolutiva se ha desarrollado a partir de evidencias,

ha sido probada y refutada, formula predicciones válidas y explica literalmente miles de observaciones hechas en todas las ciencias biológicas y en la paleontología. Pero también, como todas las teorías científicas, está siendo continuamente actualizada y modificada en función del nuevo conocimiento y descubrimientos. Además, al igual que otras teorías, tiene una historia en la que hay un progreso desde los principios más simples y tempranos hasta la complejidad que actualmente es la Teoría de la Evolución, pero no cambia el hecho de que hasta ahora no existe ninguna otra, para explicar y hacer predicciones sobre la evolución de la diversidad biológica.

Glosario

Adecuación biológica: éxito reproductivo de un genotipo comparado con otro genotipo de la población, por lo que es la contribución media de un alelo o genotipo a la siguiente generación o las generaciones venideras.

Anagenesis (evolución filética): Evolución de un rasgo o característica dentro de un linaje durante un período de tiempo arbitrario. Consiste en la transformación de una especie en otra a base de pequeños cambios genéticos más o menos constantes y siguiendo una línea filogenética.

Analogías: posesión de características comunes por dos o más especies no emparentadas debido a convergencia o paralelismo evolutivo.

Bioestratigrafía: es el orden de las unidades litológicas en función de su contenido en fósiles.

Biogeografía: Área interdisciplinaria que estudia la distribución de los organismos, y los procesos que la han originado, que la modifican y que la pueden hacer desaparecer.

Clado (rama): agrupación de descendientes (vivos y extintos) que comparten un antepasado común. En un árbol filogenético cada una de las ramas que agrupa a los seres vivos.

Cladogenesis: La bifurcación de los linajes en la filogenia a partir de un ancestro común.

Datación isotópica (datación absoluta): es el fechado, expresado en años o millones de años de rocas, minerales, fósiles, objetos o restos arqueológicos.

Estasis: Ausencia de cambio evolutivo en uno o más caracteres por un cierto período de tiempo evolutivo.

Filogenia: La historia de descendencia de un grupo de taxa tales como especies procedentes de sus ancestros comunes, incluyendo el orden de ramificación, y los tiempos de divergencia.

Homologías: posesión de características comunes por dos o más especies debido a una ancestría común.

Lastre filogenético: la filogenia limita la adaptación porque una especie hereda algunos rasgos morfológicos de sus antecesores que no pueden ser transformados por los factores selectivos. Las características de toda especie descendiente son el resultado fundamentalmente de las características que tenía el taxon del

cual proviene.

Maladaptación: La prevalencia en una población de una estrategia (o fenotipo) que no conduce a una adecuación biológica óptima, comparado con otros fenotipos disponibles con mejor adecuación biológica.

Radiación adaptativa: proceso de evolución divergente de numerosos linajes relacionados dentro de un periodo de tiempo relativamente corto, donde los linajes son modificados en su fenotipo por diferentes características ecológicas.

Sinápsidos (terópsidos): subclase de amniotas que incluye a los mamíferos y a todas aquellas formas más relacionadas con ellos que con el resto de los amniotas. Los sinápsidos no mamíferos se han denominado "reptiles mamiferoides".

Sistemática: área de la biología encargada de clasificar a las especies a partir de su historia evolutiva (filogenia) en un plano descriptivo e interpretativo.

Taxa (pl. de taxon): un grupo de organismos relacionados genealógicamente, que bajo una clasificación dada han sido agrupados, asignándole un nombre en latín, una descripción si es una especie y un tipo.

Taxonomía: área de la biología encargada de ordenar la diversidad biológica en jerarquías, generando un sistema de clasificación.

Tetrápodos: grupo de animales vertebrados con cuatro extremidades ambulatoria o manipuladoras.

Bibliografía

Benton M.J., M.A. Wills & R. Hitchin. 1997. Congruence between phylogenetic and stratigraphic data on the history of life. *Proceeding of the Royal Society London B* 264: 885–890.

Benton M.J., M.A. Wills & R. Hitchin. 2000. Quality of the fossil record through time. *Nature* 403: 534–537.

Donoghue M.J., J.A. Doyle, J. Gauthier & A.G. Kluge. 1989. Theimportance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 20: 431–460.

Eldredge N. & S.J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, Th.J.M. (Ed.) *Models in paleobiology*: 82–115. Freeman Cooper and Co, San Francisco.

Fernández-López R. 2000. La naturaleza del registro fósil y el análisis de las extinciones. *Coloquios de Paleontología* 51: 267–280.

Futuyma D.J. 1986. *Evolutionary Biology*. 2nd ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Futuyma D.J. 2005. *Evolution*. 1st ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

Futuyma D.J. 2009. *Evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.

Hannibal M.E. & S. Middleton. 2009. *Evidence of Evolution. Introduction*. 1st ed, Harry N Abrams Inc, New York.

Jablonski D., S.J. Gould & D.M. Raup. 1986 The nature of the fossil record: A biological perspective. In: D.

M. Raup and D. Jablonski (eds.), *Patterns and Processes in the History of Life*: 7–22. Springer-Verlag, Berlin.

Lomolino M., B.R. Riddle, R.J. Whittaker & J.H. Brown. 2010. *Biogeography*, 4th edition. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

Myers A.A. & P.S. Gillers. 1988. *Analytical Biogeography*. Chapman & Hall, London.

Norell M.A. & M.J. Novacek. 1992 The fossil record and evolution: comparing cladistics and paleontologic evidence for vertebrate history. *Science* 255: 1690–1693.

Paul C.R.C. & S.K. Donovan. 1998. An overview of the completeness of the fossil record. In: *The adequacy of the fossil record*: 111–131. S.K. Donovan & C.R.C. Paul eds., John Wiley, New York.

Peña C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología* 18(2): 265–267.

Raven P., G. Johnson, K. Mason, J. Losos & S. Singer. 2011. *Biology*, 9th Edition. McGraw-Hill company, New York.

Ricklefs R.E. & D. Schluter. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago.

Sanmartín I. 2012. Historical Biogeography: Evolution in Time and Space. *Evolution: Education & Outreach* 5: 555–568.

Sato A., H. Tichy, C. O'Huigin, P.R. Grant, B.R. Grant & J. Klein. 2001. On the origin of Darwin's finches. *Molecular Biology and Evolution* 18(3): 299–311.

Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford.

Wiley E.O. & B.S. Liberman. 2011. *Phylogenetics.Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. 2nd edition. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.

Zamora C. 2002. Evidencias a favor de la evolución. En Manuel Soler (ed) *Evolución La Base de la Biología* 57–73. Proyecto Sur de Ediciones, Granada.

Capítulo 5

Breve historia del desarrollo de la enseñanza de la evolución en Chile

José Navarro Barón
Programa de Genética Humana, Instituto de Ciencias Biomédicas,
Facultad de Medicina, Universidad de Chile

Palabras Claves: evolución, Programas de Educación Secundaria/Media, Juan Ignacio Molina, Bernardino Quijada Burr, Sociedad de Genética de Chile, Sociedad Chilena de Evolución, libros sobre evolución, Cursos de Evolución, las siete versiones de la Teoría de la Evolución, dificultades para enseñar evolución.

Introducción

La teoría de la **evolución** es un hecho. En los distintos capítulos de este *e-book* no se pondrá en duda esta afirmación, ella está ampliamente demostrada, basada rigurosamente en el pensamiento desarrollado por el método científico, mediante la colección de cientos de datos y observaciones empíricas, permitiendo formular hipótesis que han sido puestas a prueba mediante experimentos de campo y de laboratorio, generando leyes que se han articulado armónicamente en esta teoría mayor que es la Teoría de la Evolución. El pensamiento evolutivo es parte del conocimiento implícito y explicito de la cultura de Occidente, reconocido y aceptado por las personas más comunes/sencillas, y que habla de ella desde el conocimiento factual/empírico hasta todos los mitos generados por la ignorancia o el intento de descrédito.

Esto no significa que algunos movimientos actuales acepten la evolución. El "Diseño inteligente" es una corriente que sostiene que el origen, evolución del universo, la vida y el

hombre, son el resultado de acciones racionales emprendidas de forma deliberada por uno o más agentes inteligentes. Se desarrolla en Estados Unidos en torno a 1987 a través de una versión moderna del "argumento teológico para la existencia de Dios".

Desarrollo

I. La teoría de la evolución en los textos escolares desde los primeros aportes hasta mediados/fines del siglo XX

El conjunto del conocimiento (social, científico, político, religioso, filosófico) es compartido, como parte del acervo de una elite intelectual de un país, de los académicos de las Universidades y también de los jóvenes que cursan la educación secundaria/media. Por lo tanto, también son los profesores en su conjunto los depositarios del conocimiento que debe ser transferido a las diferentes generaciones. Éstos, además de tener dominio de su disciplina, deben poseer las capacidades/estrategias para saber cómo enseñar ese saber, ser capaces de tener una posición/opinión crítica general que va más allá de su disciplina. Esta opinión debe ser responsable, plena de valores y consecuente con la historia pasada y el presente, para así poder orientar a los jóvenes como futuros ciudadanos (*Año a año guío al escolar rebaño. Goethe*).

Desde el inicio de la República, los dirigentes de nuestra nación se preocuparon de la educación. La teoría de la evolución y su incorporación a textos de la enseñanza secundaria/pública generó controversias. Lo dan cuenta discusiones desde los primeros textos, por considerarla como una disciplina científica (laicos liberales: José Victorino Lastarria, Diego Barros Arana, Valentín Letelier), o por la negación de detractores de esta teoría por religiosos y políticos (católicos conservadores: Abdón Cifuentes Espinosa, Joaquín Larraín Gandarillas).

Tres grandes líneas argumentales dan cuenta de las posiciones religiosas, ideológicas y políticas sobre la Teoría de la Evolución, las que pueden ser resumidas como:

i. Evolucionistas: para quienes la evolución tiene evidencias suficientes para considerarla como un proceso real y demostrado.

ii. Antievolucionistas, creacionistas: quienes la consideran más una posición filosófica, cuyas pruebas son erróneas e inconsistentes.

iii. Neutrales: los que opinan que hay pruebas sugerentes pero no definitivas, siendo la teoría de la evolución sólo una hipótesis que nunca será demostrada.

Existen antiguos registros, opiniones, y propuestas sobre la evolución en general y sobre la evolución humana en particular. Por ejemplo, Anaximandro (c. 610 – 547), quien dice de los animales: "los primeros seres vivos nacieron en lo húmedo, envueltos en cortezas

espinudas. Con el transcurso del tiempo salieron a lo más seco, se les desprendió la corteza y cambiaron de vida…" Esta frase tiene una lectura muy actual/moderna: *nacieron en lo húmedo*, puede ser el mar, aguadas; *con cortezas espinudas*, describe caracteres de la morfología externa; *salieron a lo más seco*, a la tierra; *se les desprendió la corteza*, cambiaron de forma, es decir, evolucionaron.

Dice del hombre "...en los orígenes el hombre nace de animales de otras especies, ya que todos los demás pueden alimentarse a sí mismos, sólo el hombre necesita una crianza prolongada, por lo cual en los orígenes, siendo como es, no habría sobrevivido". Se propone una sentencia, *crianza prolongada*, que dado los antecedentes no es sostenible, *no puede ser como es ahora*, y debe provenir de otras especies (Filosofías de la naturaleza. Roberto Torretti. Editorial Universitaria, 1971, pág. 34).

Luego de los presocráticos y durante todo el desarrollo de la cultura de Occidente, hay una aparente pérdida del pensamiento evolutivo, al menos en forma explícita, manteniéndose en las grandes bibliotecas (Alejandría), en las bibliotecas de los monasterios y en muchos pensadores que la han modificando, perfeccionando y transmitiendo a través de las generaciones (memes). Además de muchos antecesores, la publicación del libro de Darwin en 1859, "El origen de las especies por medio de la selección natural" y el manuscrito que éste recibió de A. R. Wallace dan las bases fundadoras de una de las más inclusivas teorías de las ciencias biológicas.

II. Un personaje relevante en el inicio de la evolución chilena

Varios son los personajes, tanto del ámbito científico, naturalistas y humanistas que figuran como hitos respecto de los aportes y defensa directa o indirecta de la Teoría de la Evolución en Chile.

Entre otros Juan Ignacio Molina. Nace en la región del Maule en 1740, fue sacerdote, naturalista, geógrafo y cronista chileno. Desde muy temprana edad le interesa el entorno natural en los lugares donde vivió. Ingresa a la orden jesuita, viviendo en la hacienda de Bucalemu. En 1768, a los 28 años, debe abandonar Chile debido a la orden de expulsión de la orden jesuita de todo el Reino de España y de los territorios conquistados por este Reino. Se establece en Italia, donde gana la cátedra de lengua griega en la Universidad de Bolonia.

Se destaca como historiador y geógrafo con su libro "*Compendio della historia geográfica, naturale e civile del regno de Cile*" (1776) y por su libro "*Saggio della storia civile del Cile*" (1787). En esta última describe a la iguana chilena, el matuasto (*Callopistes maculatus*).

Son significativos sus libros "*Analogías menos observadas de los tres reinos de la Na-*

turaleza" (1815) y su notable obra "*Sobre la propagación del género humano en las diversas partes de la tierra*" (1818). Cuatro décadas antes que Darwin propone aquí una teoría de evolución gradual : El Creador (posición creacionista), organizó la naturaleza no en tres reinos (mineral, vegetal, animal) totalmente distintos, sino como parte de una cadena continua de organización, sin pasos ni cambios bruscos (posición evolucionista), considerando vidas formativa, vegetativa y sensitiva, de modo que los minerales cristalinos anteceden las formas vegetales más simple y las organizaciones vegetales complejas dan paso a los animales.

Propone en su segunda obra que las diferencias físicas observadas en la raza humana se deben a factores climáticos y geográficos.

III. Proponentes y oponentes a la Teoría de la Evolución en los textos para la educación secundaria

El aporte de Bernardino Quijada Burr, marca un hito respecto de los textos para estudiantes secundarios. Su libro "*La teoría biolojica de la evolución natural de los seres vivientes*" fue publicado el año 1902. Tuvo tanta aceptación que fue reeditado 11 veces hasta el año 1934. Expone más de 100 argumentos/razones a favor de la teoría evolutiva y desarrolla un importante capítulo sobre evolución humana. Paralelamente a su éxito, este texto fue fuertemente criticado, tanto es así que se ve presionado y modifica/elimina lo referente a la evolución humana a partir de la edición de 1917.

En las décadas del 20 al 50 se publican varios libros que son aportes a la teoría evolutiva. "*Algunos aspectos interesantes de la Teoría de la evolución*" 1930, de Humberto Vivanco Mora, profesor de Ciencias Biológicas y masón, y "*Biología e Higiene*" 1936 de Carlos Silva Figueroa, que fue editado 12 veces hasta 1957. También se publican textos que no la reconocen, la tergiversan o la tratan como una hipótesis no confirmada. Entre otros, "*La evolución orgánica*" 1923, de E. Santier San Gabriel, sacerdote católico salesiano; "*Compendio de la teoría de la evolución orgánica para el uso de colegios*" 1925, de Theo Drathen, sacerdote alemán; "*La evolución orgánica: exposición y examen de las principales ideas evolucionistas*", de Valentín Panzarasa, sacerdote salesiano; y "*Temas de Biología General*", 1936, conforme al Programa de 1935", de Guillermo Ebel Beilier, sacerdote jesuita.

Textos de carácter neutralista son "*Nociones de Biología*", 1960, de Alejandro Horvat Suppi y Carlos Weiss Rademacher, sacerdotes católicos salesianos, reeditado 12 veces hasta 1989.

Un momento importante es la Reforma Educacional implementada durante el año 1966 durante el gobierno de Eduardo Frei Montalva. Esta Reforma se ve reflejada en el Nuevo Programa de Ciencias, con la primera publicación para los estudiantes de cuarto medio,

"*Biología*", 1966, de Fernando Jara, católico, donde tanto el evolucionismo como el antievolucionismo son aceptados científicamente. En esta década se incorpora a la malla curricular la ecología, y paradójicamente se eliminan la zoología, la botánica sistemática, la histología y el tema evolutivo.

El texto "*Revisión de los conceptos de Biología contemplados en los programas de Enseñanza Media*", 1973 de Luis Capurro, no hace ninguna referencia a la evolución biológica. Tampoco es demandada por educadores y estudiantes, situación que se mantiene hasta 1985.

Las diferencias de la dictadura cívico-militar de Augusto Pinochet U. con la Iglesia Católica debido a los desacuerdos con respecto a los derechos humanos, curiosamente abre la posibilidad de retomar el tema de la evolución en los textos de enseñanza media. Así, aparecen "*Biología*", 1982 de Natalio Glavic y Graciela Ferrada; "*Biologia 4° Medio. De acuerdo al Programa vigente*", 1985, de Mirella Molina y María Eugenia Zárate; y "*La evolución biológica*", 1985, de Bartolomé Yancovic.

Solo en 1991 se integró al currículum obligatorio el tema de la evolución, dentro del programa de Biología en el Plan electivo de 4° Medio.

Se sugiere visitar la Biblioteca Nacional de Chile, para revisar los textos de la educación secundaria/ media aquí citados, desde 1920 hasta la década del 60 y constatar los contenidos disciplinares en estos textos. Pueden acompañarse estas visitas con el profesor(a) de historia.

Nota: Respecto de la publicaciones/textos anteriormente mencionados para la educación media/ secundaria, para más detalle consultar a: Manuel Tamayo Hurtado y Francisco González García: "*La historia de la evolución en Chile: Una historia de Conflictos documentada en los textos de estudio*". Este trabajo se encuentra en Google.

IV. Sociedades científicas

Las Sociedades de Genética y de Evolución de Chile han jugado un rol fundamental en el desarrollo e historia de la evolución en nuestro país.

Sociedad de Genética de Chile (SOCHIGEN)

El desarrollo de la evolución en Chile está desde sus inicios, fuertemente relacionada a la Sociedad de Genética de Chile y a su principal fundador, el profesor Danko Brncic Juricic (1922 – 1998), quien en 1964, junto con otros destacados genetistas, funda esta sociedad científica, siendo su primer Presidente. El principal objetivo de SOCHIGEN es ayudar al progreso y estímulo de la investigación, docencia y difusión de la genética, cuyas áreas principales de desarrollo son: la genética humana, animal, vegetal y de microorganismos acuáticos y terrestres.

El profesor Brncic creó la primera cátedra de Genética a nivel universitario en Chile, así como la primera cátedra de Evolución Orgánica en la Facultad de Filosofía y Educación de la Universidad de Chile.

Sociedad de Evolución de Chile (SOCEVOL)

Fundada el año 2006, tiene como objetivo promover el estudio científico de las diversas áreas relacionadas con la evolución orgánica en el país. Sus misiones fundamentales son: 1) facilitar el entendimiento de la biología evolutiva en las diversas esferas de la sociedad chilena, 2) transmitir aquel conocimiento hacia la enseñanza básica y media, y 3) constituir una opinión legítima sobre problemas contingentes cuando sea necesario.

V. Respecto de textos/libros

Varios son los textos/libros que se han escrito sobre evolución, algunos generales de difusión sin descuidar la rigurosidad, y otros en que han sido convocados especialistas investigadores en el tema.

Darwin en Chile (1832 – 1835). Viaje de un naturalista alrededor del mundo. D. Yudilevich y E. Castro. Un excelente libro sobre el paso de Darwin por Chile. Editorial Universitaria, 1995.

El paso de Darwin por Chile corresponde al de un investigador que recolectó material zoológico, botánico y mineral. Considera/describe eventos geográficos, climatológicos y paisajes, y también describe oficios, costumbres y vestimentas de la población chilena de las diferentes clases sociales.

En palabras de los editores (Yudilevich – Castro), "... casi cien ilustraciones acompañan al texto y, entre ellas, hay pinturas, grabados y dibujos de la época, cuyos autores fueron los artistas o tripulantes de la Beagle, así como otros artistas y viajeros que recorrieron Chile..."

Se sugiere que los profesores organicen a sus estudiantes preparando presentaciones de dos o tres temas tratados en cada capítulo: Cap. 1: Tierra del Fuego; Cap. 2: Tierras costeras del estrecho de Magallanes; Cap. 3: Chile Central; Cap. 4: Chiloé y las Islas Chonos; Cap. 5: Chiloé y Concepción. Gran terremoto; Cap.6: Paso de la Cordillera; y Cap. 7: Chile Septentrional y Perú.

Alexander von Humboldt. Mi viaje por el Camino del Inca (1801–1802). Antología. Edición y prólogo por David Yudilevich, año 2004. El libro es una antología en que los textos han sido seleccionados con el objetivo de "reconstruir" cronológicamente el viaje de Alexander von Humboldt por el interior de América del Sur entre los años 1801–1802, siguiendo el Camino del Inca. Se recoge la experiencia de Humboldt por el sur de América: Colom-

bia, Ecuador y Perú. El texto tiene bellas ilustraciones, que renombrados artistas hicieron basados en los bosquejos que el sabio naturalista alemán realizó durante su célebre viaje americano, y extraídos de dos de sus más notables obras (además de su diario): *Vistas de las cordilleras y monumentos de los pueblos indígenas de América* (París, 1810) y *Cuadros de la naturaleza* (Berlín, 1849) .

"Elementos de Biología Celular y Genética". 2da ed. A. E. Spotorno y G. Hoecker (eds.). 368 pp. Texto universitario para cursos de Biología de la Facultad de Medicina de la U. de Chile.Contiene un capítulo sobre "**Teorías de la evolución**", pp. 340–353, y otro sobre "**Evolución humana**", pp. 354–366, ambos escritos por el profesor A. Spotorno.

"**Evolución, 8º Básico**". Libro de Preparación de Clases. Ministerio de Educación, República de Chile, Universidad de Chile, Programa Educación en Ciencias basado en la Indagación (ECBI). Ed. Valente, Santiago. 162 pp. de los autores López, P. y A. E. Spotorno. 2007. Contiene buen material de apoyo para los profesores. Está acompañado por las guías para el estudiante, también publicadas en "**Evolución, 8º Básico**". Libro del Estudiante. López, P. y A. E. Spotorno. 2007.Ministerio de Educación, República de Chile, Universidad de Chile, Programa Educación en Ciencias basado en la Indagación (ECBI). Ed. Valente, Santiago. 84 pp.

"*Evolución, el curso de la vida*", del profesor e investigador de la Universidad Austral de Chile Milton H. Gallardo. Editorial Médica Panamericana 2011.Comprende capítulos generales, clásicos y aspectos moleculares respecto de los temas más significativos de la evolución. Véase el capítulo 1 "Germinación de una idea", pág. 29 a 41, en que desarrolla los temas: ideas predarwinianas, las ideas de Charles Darwin, el contexto histórico de su época y las evidencias de la evolución.

"*Darwin y la Evolución, avances en la Universidad de Chile*", de los editores Alberto Veloso y Ángel Spotorno, recoge las ponencias realizadas en la Casa Central de la Universidad de Chile el año 2009 "Encuentro Darwin 200 años Universidad de Chile". El libro está organizado en tres grandes partes: Parte I: Teoría de la evolución y su desarrollo; Parte II: Muestra de líneas de Investigación: adaptación y conducta; Parte III: Observaciones y vigencia de problemas trazados por Charles Darwin. Este libro ha sido escrito por académicos de la Universidad de Chile e invitados de las universidades de Cleveland. Ohio, USA, American Museum of Natural History Nueva York, USA y University of California, USA

VI. Cursos de evolución

Las más importantes universidades del país dictan cursos de evolución, principalmente en las carreras de licenciaturas y pedagogías en biología.

Dos cursos que no corresponden a los más tradicionales de la enseñanza de la evolución serán comentados en este capítulo:

Curso de evolución para estudiantes de medicina de la Universidad de Chile. "**Medicina evolucionaria**". (aspotorn@med.uchile.cl). Este curso fue diseñado e implementado por el Prof. Ángel Spotorno, y es obligatorio en el curriculum de la Carrera de Medicina desde el año 2002. El objetivo más general con que el estudiante debe terminar este curso es "ser capaz de evaluar la naturaleza biológica de la especie humana en el contexto de su origen, evolución y ecología pleistocénica y actual, analizar la adaptación del cuerpo humano y sus implicaciones biomédicas desde la Medicina Evolucionaria".

Este curso tiene tres unidades lectivas. Unidad I: Genética de poblaciones y evolución; Unidad II: Evolución humana; Unidad III. Medicina evolucionaría. Cada una de estas unidades es discutida en seminarios con grupos de 25 estudiantes, cada grupo a cargo de un profesor ayudante. En los seminarios se tratan temas como: Panmixia en las población chilena estimada mediante análisis de grupos sanguíneos del sistema ABO; Parto y selección natural de neonatos homínidos; El color de la piel ¿simple diversidad o adaptación?; Citogenética comparada de homínidos; Construcción de filogenias moleculares; La neotenia como factor evolutivo en homínidos; Paleopatología en poblaciones humanas; Evolución cultural y biológica: tolerancia a la lactosa; Enfermedades de la civilización: enfoque evolutivo; y Evolución del cerebro humano por neotenia molecular.(Otros detalles en Spotorno 2011. "*A brief overview of the development of an Evolution course for medical students at the Universidad de Chile*". The Evolution and Medicine Review, R. Nesse (Ed.). October 27, disponible en The Evolution & Medicine Review)

Curso de evolución para estudiantes de Séptimo Básico: "**Origen y evolución de los seres vivos**". (jnavarro@med.uchile.cl). Este curso del profesor José Navarro B., ha sido especialmente diseñado para estudiantes de Séptimo Básico que participan de la Escuela de Invierno que se realiza en la Facultad de Ingeniería de la Universidad de Chile. El curso se centra en abordar en forma integrada "la evolución del universo y las condiciones favorables del planeta Tierra que permiten que ocurra el origen y evolución de los seres vivo". Metodológicamente el trabajo es esencialmente práctico, basado en el desarrollo de conceptos e ideas claves desde el punto de vista físico, químico y biológico, para entender las teorías del origen de la vida, la biodiversidad y la explicación de ésta mediante la teoría de la evolución de Darwin y Wallace, como soporte biológico para comprender la especiación del linaje de Póngidos, *Australophitecus* y de *Homo*, que culmina con la evolución cultural. Cada unidad temática comprende una breve introducción y preguntas de conocimiento previo, una segunda parte en que se desarrollan las actividades esencialmente prácticas y termina con preguntas integrativas de cierre y un Anexo. Las unidad temáticas son: 1) ¿Qué es el cono-

cimiento?; 2) Origen de los seres vivos; 3) Ciclos reproductivos: Mitosis y meiosis; 4) Evolución de los équidos; 5) Selección natural y artificial; 6) Estructura y función de la moléculas fundamentales de la vida; 7) Comparaciones morfológicas, de hábitat, tróficas y culturales entre Póngidos, *Australopithecus* y *Homo*; y 8) Evolución de los cráneos de Homínidos.

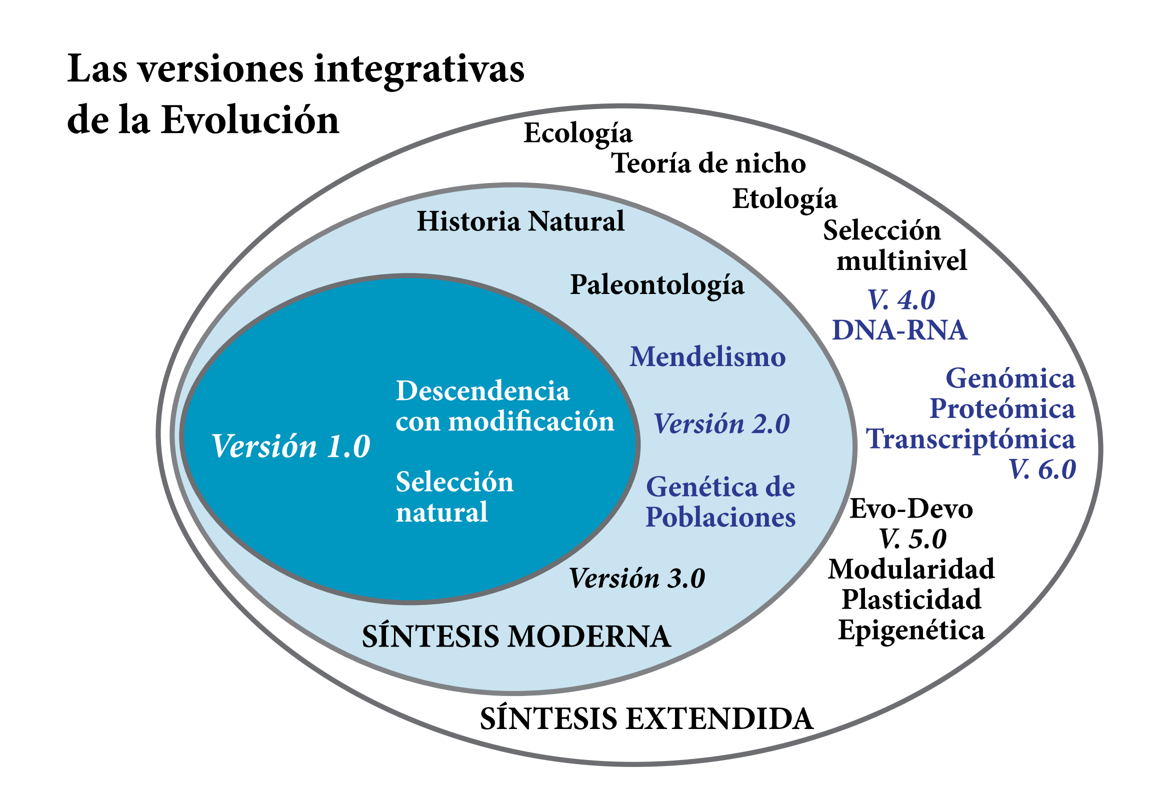


Figura 1. Teorías y leyes de la evolución integradas en distintas versiones (nomenclatura de versiones según Ureta 2012; mod. de Pigliuci 2009).

VII. Teorías y leyes de la evolución integradas

Últimamente se ha realizado una interesante y didáctica síntesis de la teoría evolutiva, integrando los más importantes hitos desde la publicación del libro de Darwin (1859) hasta la Síntesis Extendida (2000 en adelante).

El profesor e investigador Tito Ureta escribe un excelente resumen de estas versiones/hitos, en el Capítulo 5: La creciente molecularización de las explicaciones evolutivas. Lo que Darwin no podía saber, en “Darwin y la Evolución, aportes en la Universidad de Chile”. Editores Alberto Veloso – Ángel Spotorno. Editorial Universitaria 2011 (ya mencionado en este *e-book*).

En otro libro, Capítulo 16: Genética, Evolución y Evolución humana, en “Genética Humana”, Soledad Berrios editora, Editorial Mediterráneo (en prensa), el Prof. Ángel Spotorno

representa gráficamente (Fig. 1) la propuesta de T. Ureta mediante círculos concéntricos que van incluyendo integrativamente los conceptos fundamentales de la evolución en siete niveles o versiones (ya mencionado en este *e-book*). También ilustra con ejemplos, la aplicación de cada una de estas versiones a la evolución de la especie humana.

Por su interés, actualidad y proyección, un resumen de estas versiones/hitos se desarrolla a continuación:

Versión 1.0: La teoría de la Evolución. Contiene las dos teorías principales de Darwin: La Teoría de la Descendencia con Modificación y la Teoría de la Selección Natural. Ambas se basan en observaciones empíricas: la primera en observaciones de campo y rigurosos experimentos dirigidos equivalentes a lo observado en el campo (mirada histórica o descriptiva), y la segunda es la explicación del mecanismo que da cuenta de la diversidad observada y la formación de las especies (mirada causal o mecanística).

Versión 2.0: Redescubrimiento de las Leyes (principios) de Mendel, su extensión a la genética de poblaciones y la teoría cromosómica de la herencia. La explicación del comportamiento de un carácter con dos alternativas de expresión (por ej. semillas lisas y rugosas) en una F_2, se basa en el Primer Principio Mendeliano "Los determinantes van de a pares y segregan al formar gametos", lo que equivale al comportamiento de los cromosomas en la meiosis. Los cromosomas van de a pares (homólogos) y segregan al formar gametos (anafase I). Uniéndose de esta manera la explicación mendeliana de la existencia de unidades heredables (partículas, determinantes) con estructuras visibles que son parte material de las células, y ubicadas en los núcleos de éstas (cromosomas).

Versión 3.0: La síntesis moderna (Neodarwinismo, década 30–50 del siglo XX) integra varias disciplinas: paleontología, taxonomía, genética, ecología, y conecta la micro evolución (al nivel de especies) y la macro evolución (sobre el nivel de las especies), dándole una forma más robusta y coherente a la teoría de la evolución.

Versión 4.0: Evolución molecular: ADN-ARN. El descubrimiento de macromoléculas como el ácido desoxirribonucleico (ADN) y el ácido ribonucleico (ARN) y su relación con la síntesis de proteínas, desentraña la estructura y función de las moléculas que contienen y transmiten la información genética y su expresión en la síntesis de proteínas. Watson, Crick, Wilkins y Franklin respondieron la pregunta ¿Qué es un **gen**?, pregunta y respuesta ya esbozada por T.H. Morgan en su discurso Nobel de 1934.

La esencia de la evolución está basada tanto en la constancia en la transmisión de los caracteres (conservación), como en la variabilidad en éstos (mutación). La molécula de ADN, organizada con una doble cadena formada por 4 bases nitrogenadas (adenina- timina; ci-

tosina-guanina) apareadas por complementariedad y en posición antiparalela, contiene a lo largo de ella, en su secuencia, la información (genes) para los caracteres y la transmisión a las descendencia mediante el mecanismo de replicación semiconservativa.

Versión 5.0: Evo-devo. Evolución y desarrollo o biología evolutiva del desarrollo. Goldschmit, ya en 1945, plantea que "la evolución consiste en cambios hereditarios en el desarrollo".

La evo-devo "intenta comparar los procesos del desarrollo de diferentes organismos para determinar las relaciones filogenéticas y entender como la forma orgánica evoluciona, siendo la evolución el cambio en los procesos de desarrollo, considerando multidisciplinarmente la biología y genética del desarrollo, la genética evolutiva, la sistemática, anatomía comparada, paleontología y ecología" (Cap. 12 Evolución y desarrollo, Gonzalo Collado, en este libro)

Versión 6.0: Genómica, proteómica y transcriptómica:

Genómica: es el conjunto de disciplinas y técnicas dedicadas al estudio integral del funcionamiento, el contenido, el origen y evolución de los genomas. Se destaca el estudio comparativo entre los genomas de diferentes especies modelos secuenciadas (**Procariotas:** *Buchnera species*, *Haemophilus influenzae*, *Helicobacter pylori*, *Mycoplasma pneumoniae*, *Staphilococus aureus*; **Eucariotas:** *Saccharomyces cerevisiae*, *Caenorhabditis elegans*, *Drosophila melanogaster*, *Dario rerio*, *Mus musculus*, *Ratus norvegicus*, *Homo sapiens*).

Si nos referimos a *Homo*, la genómica considera el total del genoma humano, comprendido en las 23 secuencias de ADN de la célula no divisional, equivalente a los 22 pares de cromosomas autosómicos más ambos pares de cromosomas sexuales (XX y XY). Este genoma contiene aproximadamente 3200 millones de pares de bases, con 20.000 a 25.000 genes estructurales, transcriptibles o codificantes para productos específicos.

Proteómica: La secuencia de ADN que conforma el Genoma humano contiene codificada la información necesaria para la expresión altamente coordinada y adaptada al ambiente del conjunto de las proteínas (proteómica), como las principales biomoléculas estructurales, enzimáticas, efectoras, metabólicas, reguladoras, señalizadoras, organizadas en enormes redes funcionales de interacciones.

Transcriptómica: Estudia que parte del genoma es transcrito a ARNm expresado en cada tipo celular en un momento particular de la célula, por lo tanto comprende el estudio global de los ARN (mensajero, transferencia, ribosomal, interferencia y mitocondrial).

Versión 7.0: La síntesis extendida: además de las bases evolutivas consideradas en las

seis versiones anteriormente expuestas, investigaciones recientes proponen incorporar /considerar también las conductas y culturas humanas, sin dejar de tener en cuenta las disciplinas de la humanidades.

VIII. La dificultad de enseñar evolución biológica

Las disciplinas que integran la ciencia de la Biología están reunidas en tres grandes teorías: T. celular, T. cromosómica de la herencia y T. de la evolución, siendo esta última la más general e incluso inclusiva de las otras dos. Esta última presenta grandes desafíos para ser enseñada y aprendida. En este último acápite se listan algunas de estas dificultades. Para un análisis detallado, ver el trabajo de Manuel Tamayo Hurtado "Dificultades de la enseñanza de la evolución biológica", Sociedad Española de Biología Evolutiva (SESBE). Este trabajo se encuentra en Google.

- Los estudiantes manifiestan numerosas concepciones erróneas sobre la evolución.
- Muchos textos de estudio presenta contenidos inexactos o poco precisos.
- Los estudiantes y muchos no especialistas consideran a la evolución biológica como un cambio asociado a progreso, mejoramiento y crecimiento, como una escala, con los virus en el inicio y los seres humanos al final.
- Se emplean términos como "más evolucionados" o "más primitivos", sin colocarlos en el contexto apropiado, entre otras muchas tendencias, las que pueden ser religiosas, sociales, históricas.
- Se habla de la evolución en términos teleológicos, colocando al ser humano como un referente de la perfección.
- Una importante dificultad para entender el mecanismo evolutivo (selección natural) deriva de nociones inadecuadas de genética.
- Se entiende la "mutación" como cualquier cambio de un ser vivo. También se asocia con anormalidad, con defecto, más que con diversidad, adaptación y evolución.
- En lenguaje habitual común, el término "natural" (selección natural) se refiere a un estado previo a la intervención humana, o excluida su intervención.
- Llamar a la selección natural metafóricamente "lucha por la existencia" o "lucha por la vida", tiene un sentido de contienda, disputa o competencia agresiva que tergiversa el concepto darwiniano.
- Se acepta que las especies tengan una existencia real, pero es menos claro definir que es una especie.
- Cuando se explica la selección natural, la deriva génica, la extinción, o las mutaciones, debe manejarse claramente el concepto de azar.

- Algunos textos confunden paleontología con arqueología, y manifiestan que la antigüedad de los fósiles se determina mediante el carbono 14.

- Diferentes significados en el lenguaje científico y común de palabras como "causa", "propósito", "diseño" y "azar", lo que suele exacerbar el antievolucionismo.

- A los términos "diseño" y "propósito" se les da connotaciones teleológicas, de causas sobrenaturales.

- La evolución biológica se presenta como una "teoría", lo cual es correcto, pero la palabra teoría se utiliza incorrectamente, significando "especulación, conjetura o suposición" no comprobada o incluso no comprobable.

Conclusiones

La historia del desarrollo de la enseñanza de las diferentes asignaturas en Chile tiene que ver con lo que ha sido la educación pública, garante de las mallas curriculares de la educación básica y media/secundaria, en la cual la enseñanza de la evolución en una asignatura más, y que ha pasado por los avatares presentados en el Desarrollo de este capítulo.

El tema central de la enseñanza parvularia, básica, secundaria, técnico profesional y universitaria es qué entendemos por "educación pública":

Se entiende por "**educación pública**" al sistema nacional educativo de cada país, responsable de la planificación, supervisión y ejecución directa de planes y programas para los distintos niveles educacionales de responsabilidad del estado y el gobierno correspondiente que la pone en práctica, según las orientaciones filosóficas, religiosas, sociales y políticas.

El objetivo de la educación pública es la accesibilidad de toda la población a la educación, que debe ser equitativa, de calidad y financiada por el estado.

En Chile desde la época de la dictadura cívico-militar la educación está en manos de las municipalidades, existiendo los establecimientos educacionales municipalizados (financiados por el estado) y particulares subvencionados [a cargo de un sostenedor particular, pagado por el Estado con dinero recaudado a todos los chilenos(as)].

La educación pública debe :

- Cautelar la asistencia obligatoria de los estudiantes. En Chile deben completar obligatoriamente la enseñanza Secundaria (hasta cuarto medio)

- Certificar a los profesores y los planes de estudio.

La educación púbica en Chile está amenazada por la imposición económica neoliberal, avalada por la última constitución del estado, maquillada al cambiar la Ley Orgánica Cons-

titucional de Educación (LOCE) por la Ley General de Educación (LGE). Cada vez más liceos públicos se cierran por razones económicas y políticas que afectan la enseñanza de las diferentes asignaturas.

Agradecimientos

El autor agradece al profesor Ángel Spotorno por la lectura y sugerencias realizadas a este capítulo.

Glosario

Los editores consideraron que en este capítulo no es necesario un Glosario.

Bibliografía

Los dos principales trabajo a que hace referencia este capítulo con sus respectivas bibliografías son:

Tamayo Hurtado M. & F. González. 2005. La enseñanza de la Evolución en Chile: Una historia de conflictos documentada en textos de estudio. VII Congreso Enseñanza de las Ciencias. pp. 1–5.

Tamayo Hurtado M. Dificultades en la enseñanza de la evolución biológica

Ambas publicaciones se encuentran disponibles en internet.

Sección II

Microevolución

Capítulo 6

Adaptación y selección natural

Rodrigo Medel
Departamento de Ciencias Ecológicas,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

Palabras claves: rasgo cuantitativo, alelo aditivo, dominancia, adecuación biológica, fenotipo, varianza fenotípica, selección fenotípica, heredabilidad, coeficiente de selección, respuesta evolutiva a la selección.

Introducción

Una de las características más conspicuas de la vida en la Tierra es la enorme diversidad de fenotipos desplegada desde sus orígenes, hace c. 3,6 mil millones de años. Esta variación es lo que llamó la atención de los primeros naturalistas, quienes postularon diversas prototeorías de evolución para dar cuenta del fenómeno (Larson 2004). Solamente después de la contribución conjunta de Darwin y Wallace a la Sociedad Linneana en 1858, la comunidad científica comenzó a interpretar de manera coherente la diversidad de la vida, tanto en su despliegue histórico como en su expresión contemporánea. Sin embargo, aún cuando Darwin y Wallace propusieron un poderoso mecanismo capaz de explicar la diversificación de los organismos en la Tierra, por el hecho de desconocerse en ese entonces los mecanismos de la herencia no fué posible efectuar avanzar más allá de descripciones fenomenológicas de la selección y efectuar predicciones específicas relativas a la dirección seguida por la evolución en poblaciones naturales. La consolidación del Darwinismo/Wallacismo una vez desarrollada la genética de poblaciones a comienzos del siglo XX,

derivó en la Síntesis Moderna donde las diversas perspectivas naturalistas fueron unificadas bajo un marco evolutivo integrador de amplia cobertura. Desde entonces, las evidencias para la evolución han incrementado en cobertura y profundidad, siendo actualmente ya casi un lugar común el demostrar la pertinencia de la Teoría de Darwin/Wallace para dar cuenta, al menos en parte, del cambio evolutivo en las poblaciones naturales. Sin embargo, debieron transcurrieron 130 años para contar con un desarrollo conceptual y metodológico que permitiera no sólo describir el cambio evolutivo en poblaciones y especies sino también efectuar predicciones razonables respecto a los cambios evolutivos esperados en escenarios naturales. Sólo desde mediados de la década de 1980, es que contamos con procedimientos estadísticos capaces de explicar y predecir el cambio evolutivo. Gracias a la vinculación formal de elementos de la genética cuantitativa con metodologías de campo es que actualmente contamos con una batería de procedimientos robustos que permiten estimar la fuerza, dirección y forma de la selección natural y predecir no sólo la ocurrencia de cambio evolutivo entre generaciones sino la magnitud y direccionalidad del cambio entre generaciones. Es así como se ha acumulado hasta la fecha una gran masa de información que nos permite examinar la manera en que diversos agentes selectivos son capaces de moldear el cambio evolutivo de las poblaciones y la velocidad con la que ocurren tales cambios (ver revisión en Kingsolver & Pfenning 2007).

El concepto de selección es amplio e incluye todos los casos en que un número de entidades es escogido de un conjunto mayor de entidades de las cuales la fracción escogida forma parte. La **selección natural** (**SN** desde aquí en adelante) es un tipo particular de selección que ocurre de manera no teleológica en las poblaciones naturales. A diferencia de la selección artificial, donde la selección es ejecutada por el ser humano con algún propósito, usualmente mejoramiento genético para fines productivos, la SN es "ciega" en el proceso. Esto significa que no admite intencionalidad, dirección ni progreso, sino que ocurre de manera necesaria cuando se verifican las siguientes premisas:

i. Existencia de **variación fenotípica** (**Vp**) entre los individuos que componen una población,

ii. Existencia de variación en la sobrevivencia y/o reproducción (**adecuación biológica**, **W** desde aquí en adelante) de los individuos, y

iii. Existencia de una relación funcional consistente entre el **fenotipo P** y la **adecuación W** entre los individuos de la población.

Cuando se satisfacen estas tres premisas ocurrirá necesariamente SN. De esta definición se desprende que es el fenotipo (no solo caracteres de la morfología externa) de cada organismo el que puede ser más o menos adecuado a un ambiente determinado. De una manera algo más formal, decimos que la adecuación de aquel individuo puede ser igual, mayor o menor que el promedio de las adecuaciones de todos los individuos de la población.

Esta definición es importante ya que permite expresar la adecuación individual en relación al resto de la población y al mismo tiempo posibilita examinar el potencial evolutivo de la población mediante la variación en la adecuación relativa de los individuos de la población. Dicho de otra manera, es esta variación en adecuación la que finalmente informará sobre la velocidad con la que puede ocurrir la evolución en la población (Teorema Fundamental de la Selección Natural, Fisher 1930).

El objetivo de este capítulo es presentar de manera resumida y didáctica los fundamentos conceptuales y la maquinaria metodológica actualmente en uso para análisis de SN y RESN, (Respuesta evolutiva a la selección se discute en página 20) ilustrando en lo posible los conceptos con ejemplos de la biota chilena. Por simplicidad, en algunas secciones se pondrá énfasis en el proceso evolutivo de un sólo rasgo, es decir evolución univariada, teniendo en mente que fenómenos de interacción genética y pleiotropía hacen más realista los análisis de evolución multivariada, es decir, de la evolución de conjuntos de rasgos a lo largo del tiempo.

Desarrollo

Rasgos cuantitativos, alelos aditivos y dominancia

Como se ha indicado previamente, actualmente es posible predecir el resultado de la selección artificial sobre caracteres de interés económico. Al mismo tiempo, es posible conocer la manera en que la selección actúa en poblaciones naturales y predecir su impacto fenotípico a lo largo del tiempo. Pero, ¿cómo podemos interpretar el efecto de la selección actuando sobre un rasgo? Para ello, necesitamos saber que los rasgos de variación continua, tales como la altura, el color, entre muchos otros, son expresión de múltiples loci y de efectos del ambiente, es decir resultan de la acción de muchos genes en un ambiente determinado. Examinemos un modelo simple del efecto de unos pocos loci sobre un fenotipo P,

$$P = \mu + g_1 + g_2 + g_3 + \ldots + g_n + \mathrm{\mu}$$

en que μ es un punto de partida arbitrario (usualmente el promedio poblacional), g_1 es el efecto del gen i sobre el fenotipo y e es un efecto del ambiente. La contribución de cada gen dependerá, a su vez, del efecto que ejercen los estados homocigoto y heterocigoto sobre el fenotipo. Cuando hay varios loci, los efectos de los homocigotos y heterocigotos pueden sumarse, suponiendo que no hay efectos de interacción entre los loci (veremos luego que este supuesto no necesariamente se verifica). Examinemos un ejemplo de 3 loci. Locus 1:

$$P = 4 + \begin{Bmatrix} 10 & \text{si} & AA \\ 8 & \text{si} & Aa \\ 5 & \text{si} & aa \end{Bmatrix} + \begin{Bmatrix} 5 & \text{si} & BB \\ 4 & \text{si} & Bb \\ 2 & \text{si} & bb \end{Bmatrix} + \begin{Bmatrix} 4 & \text{si} & CC \\ 3 & \text{si} & Cc \\ 0 & \text{si} & cc \end{Bmatrix} + \varepsilon$$

AA = 10, Aa = 8, aa= 5; locus 2: BB = 5, Bb= 4, y bb= 2; y locus 3: CC = 4, Cc = 4, cc = 0. El efecto aditivo de los 3 loci sobre el fenotipo P será,

Entonces, un individuo con genotipo AaBBcc tendrá un fenotipo P = 4 + 8 + 5 + 0 + e = 17 + ε. El mismo ejercicio se puede hacer para los restantes 26 genotipos. El efecto de los homocigotos y heterocigotos está determinado por la dominancia que tengan los alelos en cada locus. Así por ejemplo, se puede ver que en el caso anterior algunos alelos son codominantes, es decir, no hay dominancia de ninguno de ellos en cuanto a sus efectos fenotípicos. Por ejemplo, si A tiene dominancia parcial (o codominancia) con a, B tiene dominancia parcial con b. Sin embargo, también tenemos un efecto de dominancia completa de C sobre c. Imaginemos por un momento que si en vez de 3 loci como en el caso anterior, tenemos ahora 50 loci responsables de la expresión de un rasgo. El resultado es que los individuos de una población serán altamente variables, lo cual es entendible ya que cada variante individual resulta del efecto aditivo de un alto número de alelos, cada uno con su propio sistema de dominancia.

Ahora bien, es importante destacar que si un fenotipo determinado, por ejemplo el color de los pétalos de una flor, es un rasgo poligénico (donde participan varios genes) y hay codominancia en algunos de ellos, la posibilidad de obtener una gradación continua del fenotipo (una variación sutil en el color de los pétalos de plantas) aumenta a medida que aumenta el número de genes que participan en la expresión del rasgo, eventualmente originando una distribución normal debido al Teorema del Límite Central. En el ejemplo de

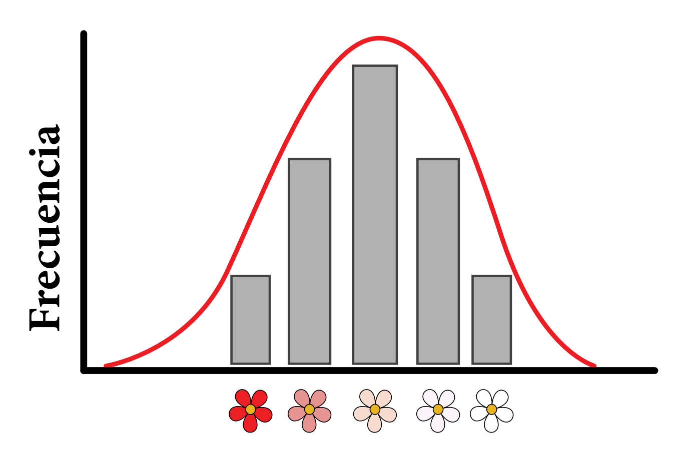


Figura 1. Efecto de la acción poligénica en la expresión de un rasgo fenotípico (color de las flores) sobre la F1.

más abajo, cada planta parental es heterocigota para 2 genes que contribuyen al color de la flor. Al cruzarse los parentales, la F1 contendrá un número variable de alelos de cada tipo, siendo más frecuentes los de tono intermedio rosado y muy poco probables los individuos con flores completamente rojas y blancas.

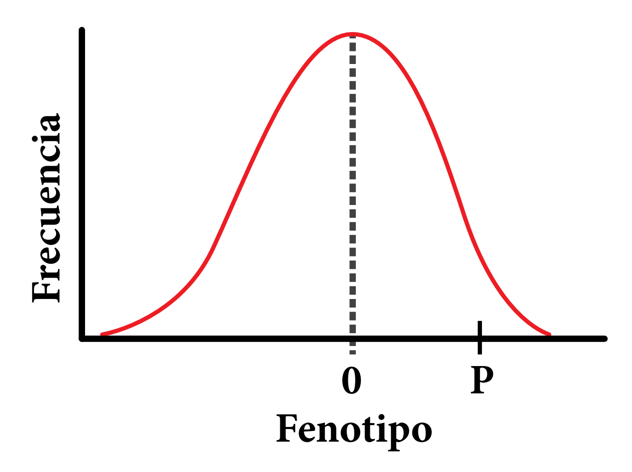


Figura 2. Valor fenotípico P, medido como la distancia al fenotipo promedio (0) en una población con distribución normal.

Este caso ilustra bien lo que ocurre en rasgos poligénicos, en que la acción de varios genes se expresa en una distribución normal de fenotipos. Esta propiedad es muy importante, ya que ahora es posible caracterizar la población mediante estadígrafos propios de la distribución normal, específicamente la media y la varianza, lo cual nos servirá para examinar el cambio de la distribución fenotípica de una población a lo largo del tiempo.

Veamos ahora, cómo podemos caracterizar la varianza fenotípica de la población. Como el valor fenotípico promedio de la F1 es caracterizado en la Fig. 2 con un valor = 0, cada individuo tendrá un fenotipo que se desvía del promedio en P o -P unidades. Por ejemplo, supongamos una población con reproducción sexual en que cada individuo se desvía P unidades del promedio poblacional. Cada parental aportará aleatoriamente uno de sus alelos por locus a la descendencia, generándose en las crías un nuevo genotipo que resulta de la combinación aleatoria de los alelos de los parentales en cada locus. Parte de la desviación P del fenotipo promedio se deberá a la contribución de la madre ($X_m = 2$) y otra provendrá de su padre ($X_p = -1$) y del efecto del ambiente (E = 5). El valor fenotípico total de ese individuo será entonces P = 6. Si repetimos este ejercicio para todos los individuos que componen la población, obtendremos una amplia variación de valores fenotípicos. Lo importante es que cuando el valor poblacional de P = 0, tanto X_m, X_p como E serán iguales a 0. Si consideramos las contribuciones de la madre, padre, y del ambiente como variables aleatorias con distribución normal, podemos estimar la varianza de P como

$$Var(\mathrm{P}) = Var(\mathrm{X}_m) + Var(\mathrm{X}_p) + Var(\mathrm{E}) + 2COV(\mathrm{X}_m, \mathrm{X}_p) + 2COV(\mathrm{X}_m, \mathrm{E}) + 2COV(\mathrm{X}_p, \mathrm{E})$$

Si suponemos que X_m, X_p y E no se encuentran correlacionados, como es el caso cuando las poblaciones son suficientemente grandes o cuando no hay preferencias de los sexos por ciertos microambientes, podemos reducir la ecuación anterior a,

$$Var(\mathrm{P}) = Var(\mathrm{X}_m) + Var(\mathrm{X}_p) + Var(\mathrm{E})$$

y

$$V_P = V_G + V_E$$

en que V_P es la varianza fenotípica de la población, V_G es la varianza genética de la población y V_E es la varianza atribuible al ambiente. La fracción de la variación fenotípica de la población que es atribuible a efectos genéticos puede entonces ser expresada como,

$$H^2 = \frac{V_G}{V_G + V_E} = \frac{V_G}{V_P}$$

a la que llamaremos *heredabilidad en sentido amplio*. Sin embargo, como los genes que dan cuenta de V_G en la población se manifiestan como efectos genéticos aditivos (V_A) (efectos que se pueden sumar en el fenotipo) y efectos de dominancia alélica (V_D) (un alelo contribuye más a la expresión de un fenotipo que el otro alelo), podemos expresar la heredabilidad que es atribuible solamente a los alelos aditivos, haciendo despreciables los efectos de dominancia como,

$$h^2 = \frac{V_A}{V_A + V_D + V_E} = \frac{V_A}{V_P}$$

Este parámetro se denomina *heredabilidad en sentido restringido*, y nos da información de la proporción de la variación fenotípica de la población (V_P) que depende exclusivamente de la variación atribuible a alelos aditivos. ¿Cuándo usar heredabilidad en sentido amplio o restringido? Se recomienda usar H^2 en especies clonales o con alto nivel de autocompatibilidad en que el genotipo de la descendencia es muy parecido al de los parentales. Cuando la reproducción es sexual con entrecruzamiento, la tasa de evolución de la población es afectada primariamente por la variación genética aditiva por lo que es pertinente usar la heredabilidad en sentido restringido (h^2).

Como es de esperar, el parecido entre padres e hijos es una función creciente de la varianza genética en la población. En otras palabras, cuando hay una alta varianza genética el parecido entre padres e hijos se debe a que comparten más alelos que cualquier par de individuos en la población tomados al azar. Por el contrario, si hay poca variación genética en la población, padres e hijos se parecerán tanto como cualquier par de individuos tomados al azar. Es importante recordar que la heredabilidad se refiere sólo a variación poblacional, es decir este concepto no tiene relación alguna con el hecho que los rasgos fenotípicos tengan una base genética. Por ejemplo, el hecho que los humanos tengamos dos ojos es sin duda el resultado de determinantes genéticos y de desarrollo. Sin embargo, la heredabilidad de las ojos es virtualmente cero, lo cual significa que no existe potencial para evolucionar más de dos ojos. Algunas veces esto es contraintuitivo ya que se puede pensar que el hecho que el fenotipo no cambie entre generaciones es señal de una alta heredabilidad. Todo lo contrario,

lo que esto indica es que la heredabilidad es muy baja o nula.

Ahora bien, cómo podemos estimar la heredabilidad?. Existen diversas maneras, una de las cuales es la regresión padre-hijo. Como la heredabilidad proporciona una medida del parecido entre parientes (generalmente entre padres e hijos), es posible medir el rasgo de interés en los padres y su descendencia. Esta relación la podemos expresar como una recta mediante la ecuación y = a + bx, que da cuenta de la relación entre el valor promedio del rasgo de los padres (x) y el valor promedio del rasgo de su descendencia (y). La pendiente es la estimación de la heredabilidad en sentido amplio (H^2).

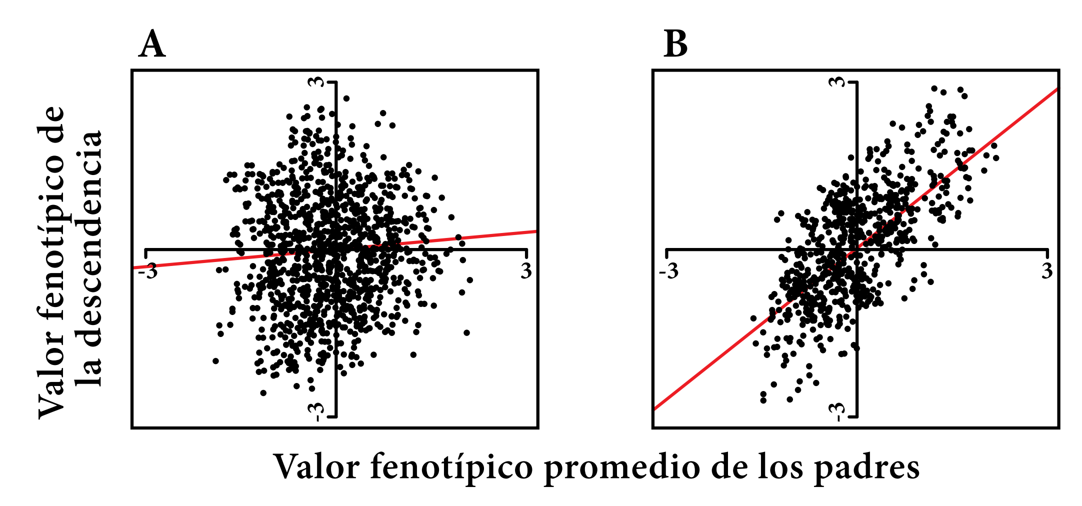


Figura 3. Estimación de heredabilidad en sentido amplio mediante regresión padres-hijos. **A)** $H^2 = 0.1$, **B)** $H^2 = 0.9$

Por ejemplo si la pendiente es cercana a 0 (Figura 3A), la heredabilidad es muy baja, siendo la mayor parte de la variación fenotípica atribuible a efectos de dominancia alélica, epistasis o del ambiente (incluyendo efectos maternos). Por el contrario, si la pendiente es cercana a 1 (Figura 3B), el valor del rasgo para los descendientes de cada familia es casi igual al promedio del rasgo de sus respectivos padres y prácticamente toda la varianza fenotípica de los padres corresponde a varianza genética aditiva (suponiendo que no hay efectos de cuidado parental ni interacciones genotipo x ambiente). Si la pendiente es 0.5, sólo el 50% de la varianza fenotípica de los padres es varianza genética aditiva. El 50% restante es varianza genética no aditiva (dominancia y epistasis) y varianza ambiental que no contribuyen al parecido entre padres e hijos. Una segunda manera de estimar la heredabilidad se basa en la confección de familias genéticas mediante cruzamientos dirigidos entre los miembros de la población. La ventaja de este procedimiento es que permite cuantificar la fracción de la varianza genética que es aditiva, no aditiva y ambiental. Básicamente, el método consiste en confeccionar familias y lograr un número de descendientes en cada una de ellas. Como los hijos se distribuyen aleatoriamente en el laboratorio o invernadero, la varianza ambiental se distribuye homogéneamente entre los hermanos de cada familia y la varianza genética será

expresada como variación entre las familias. Hay muchos diseños genéticos que se pueden implementar. Sin embargo, uno de los más usados es el de medio hermanos-hermanos completos (Figura 4), el cual permite calcular la varianza genética a partir de la varianza entre los medio hermanos de padres compartidos.

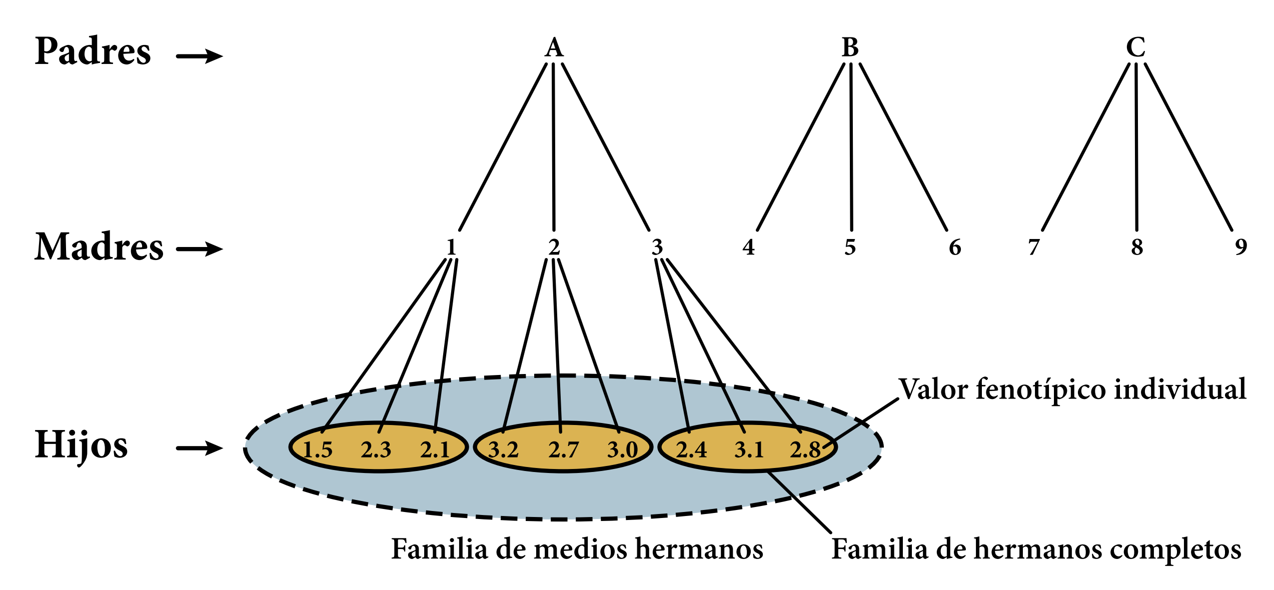


Figura 4. Diseño genético cuantitativo de medio hermanos – hermanos completos. (Modificado de Conner & Hartl 2004).

Como el modelo es de naturaleza jerárquica con niveles correspondientes a los padres, madres, y descendencia, es posible atribuir una fracción de la varianza fenotípica total a cada nivel y así obtener los componentes de la varianza. Estos componentes son de gran utilidad ya que permiten estimar la fracción de la varianza que es aditiva y útil para estimar la heredabilidad en sentido restringido (h^2), además de efectos maternos. Actualmente existen diversos métodos para estimar los componentes de la varianza. En general, dependiendo de la estructura de los datos es posible usar Análisis de Varianza (ANOVA) o métodos más complejos tales como máxima verosimilitud y máxima verosimilitud restringida (REML), cuya descripción excede el objetivo de este capítulo.

Selección natural sobre rasgos cuantitativos

Es pertinente distinguir entre la acción de la selección natural de la existencia de filtros ecológicos en la naturaleza. Mientras la selección natural es un proceso creativo que a través de favorecer ciertos variantes fenotípicos en las poblaciones puede promover su representación en futuras generaciones, el filtro ecológico es excluyente en tanto no permite que algunas especies ocurran en las comunidades, paisajes o regiones geográficas. Consideremos el siguiente ejemplo (ver detalles en Medel *et al.* 2007). La presencia de una especie de planta con flor con alta reflectancia en el rango del color rojo se encuentra asociada a la presencia

de una especie de polinizador con una capacidad de percibir el rango rojo. En otras localidades, donde el polinizador no está presente, las plantas no reflejan el color rojo. Una posible interpretación es que la presencia del polinizador ha promovido la evolución adaptativa del rojo en las poblaciones de plantas. Así tales fenotipos rojos obtendrían beneficios del servicio de polinización. Sin embargo, en ausencia de evidencia que indique lo contrario, no es posible descartar que el polinizador esté presente solamente en lugares donde encuentre plantas que reflejen en rojo. Esta explicación basada en la idea de filtro ecológico es mucho más parsimoniosa que selección natural y debiera ser siempre considerada antes de invocar explicaciones adaptativas (*i.e.*, fundamentadas en la acción de la selección natural).

Conceptualmente la selección actúa sobre la adecuación biológica (*i.e.*, sobre los rasgos directamente asociados a la sobrevivencia y reproducción). Así, el proceso selectivo puede ocurrir a través de dos vías. Primero, a través del componente de mortalidad de la adecuación biológica, como es el caso en que una fracción de la población posee fenotipos que le permiten sobrevivir al ataque por un depredador (*e.g.*, extremidades posteriores largas en conejos que les permiten escapar de los zorros). Segundo, a través del componente reproductivo de la adecuación en que una fracción de la población (aquella que posee el rasgo fenotípico) se reproduce más exitosamente que otra, propagando sus alelos en mayor proporción que los que carecen del rasgo o lo presentan de manera sub-óptima. En casos extremos las diferencias en reproducción entre los individuos de una población pueden ser dramáticas, como cuando una fracción de la población deja completamente de reproducirse. Como es intuitivo, la contribución genética a la siguiente generación de los individuos que se logran reproducir será muy alta respecto a los que no se reproducen, lo cual les permite transferir su genotipo a las siguientes generaciones.

Si bien los organismos seleccionados transmiten su genotipo en mayor proporción que los no seleccionados, la selección no actúa directamente sobre los genotipos sino sobre sus rasgos fenotípicos, que es la interface en que el organismo se relaciona con el ambiente. Por consiguiente, lo que importa es indagar si tales rasgos organísmicos se correlacionan con la sobrevivencia o la reproducción. Este fenómeno se evalúa constantemente en cada generación y es allí donde se expresa una eventual diferencia entre los organismos. Por ejemplo, si una especie de arbusto se reproduce 10 años en su vida, habrá 10 instancias en que el ambiente estará "evaluando" alguna correlación entre algún rasgo organísmico y la adecuación del arbusto. Puede ocurrir que en 9 años no ocurra absolutamente nada. Sin embargo, si en un año ocurre una intensa sequía, es probable que los arbustos que emiten raíces más profundas sean beneficiados ya que podrán acceder a capas freáticas más profundas. De este modo, esos organismos podrán sobrevivir a la sequía y reproducirse exitosamente transfiriendo así su genotipo a la siguiente generación. Este mecanismo se llama también *selección fenotípica* y como se puede ver en el ejemplo anterior, ocurre intra-generacionalmente. Al

respecto, es pertinente distinguir dos aproximaciones. Primero, es posible evaluar la selección (correlación fenotipo – adecuación) sobre cualquier rasgo y así identificar aquellos que son blanco de la selección. Por carecer de hipótesis relacionadas con la funcionalidad de los caracteres, esta aproximación es de tipo "caja negra" y generalmente incluye explicaciones *a posteriori* y algo *ad hoc* respecto a la funcionalidad de los rasgos bajo selección. Segundo, es posible plantear una hipótesis *a priori* sobre el valor adaptativo de algún rasgo en un ambiente determinado. Bajo esta aproximación, el valor funcional del rasgo debiera ser la hipótesis a investigar y su puesta a prueba consiste en la puesta a prueba de la selección sobre el rasgo hipotéticamente adaptativo. Esta aproximación a priori se ajusta de mejor manera a los ideales hipotético-deductivos. Por ejemplo, en presencia de parásitos es esperable que evolucione alguna defensa morfológica, fisiológica, o conductual de los hospederos que impida el establecimiento de parásitos. En este caso diremos que los rasgos defensivos evolucionan por selección-mediada por parásitos. La defensa de los hospederos puede tener un valor adaptativo ya que podría reducir la infección o el impacto en adecuación del parásito sobre los hospederos. De lo que se trata entonces es de indagar de qué manera el parásito a través de su impacto diferencial sobre los hospederos promueve el éxito de los individuos que cuentan con la defensa (*e.g.*, ver un caso endémico en Chile en Medel 2000, Medel *et al.* 2010). Esto lleva a plantear nuevas hipótesis más profundas que permiten ayudar a comprender los mecanismos subyacentes a la interacción parásito-hospedero y las rutas que ha seguido su evolución o coevoluciona lo largo de miles y millones años. (ver Capítulo VIII Coevolución). Como se puede ver, tanto las aproximaciones *a priori* como *a posteriori* son útiles para la descripción de la SN en poblaciones naturales. Sin embargo, es importante tener en cuenta que ambas aproximaciones consisten en correlaciones fenotipo-adecuación, las que por su naturaleza no permiten asignar causalidad inequívocamente. Para demostrar el valor adaptativo de algún carácter en un ambiente determinado es necesario efectuar experimentos manipulativos sobre el rasgo. Por ejemplo, es posible eliminar, reducir la expresión del rasgo, o incluso agregar artificialmente el rasgo a los organismos que componen la población y posteriormente evaluar el efecto de la manipulación experimental sobre la adecuación (*e.g.*, para un ejemplo con orquídeas chilenas ver Cuartas-Domínguez y Medel 2010). Si la remoción del carácter hipotéticamente adaptativo conlleva una caída en adecuación hay muy buenas razones para pensar que el rasgo es adaptativo en ese contexto ecológico. También es posible alterar el efecto del ambiente y así examinar si los fenotipos son más ventajosos en presencia del agente selectivo que en su ausencia (ver ejemplo en Gonzáles *et al.* 2007).

La maquinaria estadística de la selección

Cuando la selección es importante ésta gatilla diferencias en adecuación entre los miembros de una población. Estas diferencias pueden ser representadas por ciertas funcio-

nes. Así, podemos definir selección lineal para referirnos solamente a selección direccional y selección no lineal para referirnos indistintamente a selección estabilizadora y disruptiva (ver revisión en Brodie *et al.* 1995). Entonces, podemos estimar los parámetros de las funciones lineales y no lineales respectivamente y en el caso de las no lineales decidir si lo que obtenemos es un mínimo o máximo (ver Mitchell-Olds & Shaw 1987). Tales coeficientes de las funciones son denominados *coeficientes de selección* y su signo y magnitud nos proporcionan información del tipo de selección que actúa sobre cada fenotipo. Es necesario señalar que aunque los tres tipos básicos de selección antes mencionados (selección direccional, estabilizadora y disruptiva) son caricaturas relativamente gruesas de lo que ocurre en la realidad, tienen la virtud de simplificar adecuadamente la complejidad con la que actúa la selección en las poblaciones naturales (Fig. 5). Más aún, estas tres categorías no son necesariamente excluyentes entre sí sino que pueden actuar en combinación. Por ejemplo, puede ocurrir selección direccional hasta un cierto límite del rango fenotípico seguido de un componente no lineal. La selección puede adoptar formas incluso multimodales que requieren procedimientos cuantitativos especiales para su visualización e interpretación (*e.g.*, Schluter 1988, ver Figura 8 en este capítulo).

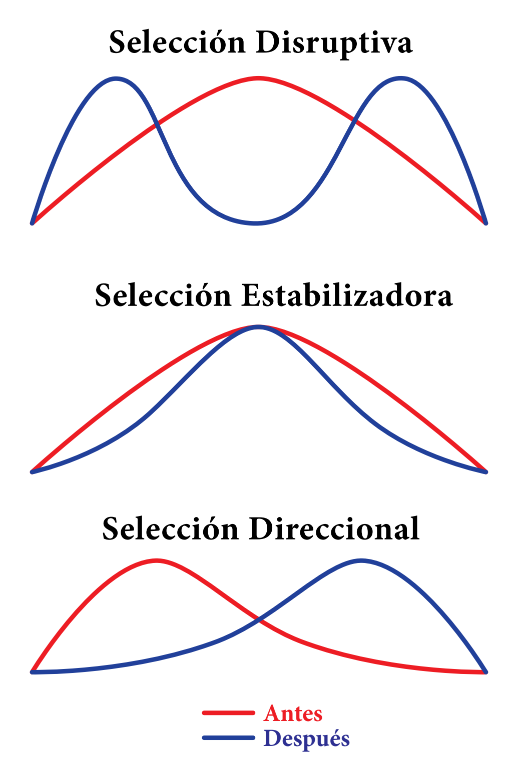


Figura 5. Superficies de selección univariada. En rojo se indica la distribución de frecuencias del rasgo en la población inicial. En azul se indica la distribución de la población resultante luego de un evento de selección intrageneracional.

Una de las maneras más frecuentes de cuantificar la selección es a través del diferencial de selección, $s_i = COV(z_i, w)$, en que z_i es el rasgo fenotípico *i* y *w* es el la adecuación rela-

tiva. El coeficiente estima la fuerza total de la selección actuando sobre el rasgo *i*, y puede ser calculado como la covarianza entre el rasgo z_i y *w*. Sin embargo, muchas veces la selección que se presume actúa sobre algún rasgo es un efecto incidental de la selección natural actuando sobre un segundo rasgo, el cual posee una correlación genética con el primero. Este fenómeno, denominado selección multivariada o selección sobre rasgos correlacionados es muy frecuente en la naturaleza. Para separar los efectos directos de la selección actuando sobre un rasgo de los indirectos productos de efectos correlacionados, es necesario particionar la selección neta o total que actúa sobre el carácter focal en sus componentes directos e indirectos (Brodie *et al.* 1995). Para ello es posible usar diversas aproximaciones entre las cuales destaca la aplicación de modelos multivariados de regresión múltiple para variables continuas o discretas de *w* (*e.g.*, Lande & Arnold 1983). Estos métodos permiten conocer el efecto directo de la selección, manteniendo todos los otros caracteres constantes. En síntesis, es posible conocer la fuerza y signo de la selección direccional sobre algún fenotipo mediante la estimación del parámetro β en la ecuación (1). Esta simple ecuación de regresión múltiple resulta de dos fuentes.

a. El desarrollo de la identidad de Price-Robertson para modelos de evolución de fenotipos cuantitativos. La contribución de este desarrollo formal permitió relacionar la manera en que un cambio en el promedio de un rasgo es *mapeado* por un cambio en la adecuación mediante la covarianza entre el rasgo y la adecuación (ver revisión en Lynch & Walsh 1998).

b. El desarrollo de Lande & Arnold (1983) que integró las estimaciones de selección a períodos de tiempo intrageneracional mediante el uso de análisis de regresión múltiple facilitando la estimación de las contribuciones de diferentes caracteres a la adecuación. Este procedimiento ofrece una manera sencilla de estimar la selección en terreno y además proporciona coeficientes intercambiables con fórmulas genético-cuantitativas para estimar la respuesta evolutiva a la selección.

Es posible ahora entonces saber cómo los variantes actuales pueden afectar el fenotipo futuro de la población a través de su contribución genética y fenotípica hacia los futuros padres.

$$w = \alpha + \sum_{i}^{n} \beta_i z_i + \varepsilon \qquad (1)$$

En esta ecuación se estima la fuerza de la selección direccional sobre el fenotipo *i*, excluyendo la selección indirecta a través de otros rasgos correlacionados. Alfa es una constante, β_i representa la pendiente promedio de la superficie de selección en el plano del rasgo z_i y ε es un término de error. En esta ecuación, el gradiente lineal de selección, β, proporciona información de la dirección y magnitud del cambio esperado después de la selección actual. Para caracterizar el tipo y fuerza de la selección no lineal, debemos recurrir a una forma modificada de la Ecuación 1, que permite describir la naturaleza de la selección sobre las desviaciones cuadráticas de los rasgos.

$$w = \alpha + \sum_{i=1}^{n} \beta_i z_i + \frac{1}{2} \sum_{i=1}^{n} \gamma_{ii} z_i^2 + \sum_{i=1}^{n} \sum_{i \neq j}^{n} \gamma_{ij} z_i z_j + \varepsilon \quad (2)$$

En esta ecuación se describe el efecto directo de la selección estabilizadora o disruptiva sobre el rasgo z_i, mediante el parámetro γ. El parámetro representa la curvatura de la relación funcional entre el rasgo z_i y *w*. Cuando $\gamma_{ii} < 0$, la función es cóncava hacia abajo describiendo selección estabilizadora sobre el carácter. Por el contrario, cuando $\gamma_{ii} > 0$, hay concavidad hacia arriba lo cual implica selección disruptiva. Los gradientes de selección correlacional, γ_{ij}, indican si hay selección actuando sobre combinaciones de rasgos z_i y z_j. Es importante señalar que los gradientes de selección direccional (β) deben ser estimados solamente desde la Ecuación 1 ya que si z_i y z_i^2 presentan correlación las estimaciones de los coeficientes pueden ser altamente sesgadas. Es importante señalar que no basta con conocer el signo y magnitud de los coeficientes β y γ para describir la acción de la selección. Es necesario que los coeficientes sean estadísticamente diferentes de la hipótesis nula de ausencia de selección (pendiente = 0). Esto se puede saber ya sea directamente de las tablas de regresión múltiple o del resultado de procesos iterativos con algún estimador no lineal de parámetros. Generalmente los coeficientes de selección son expresados en su forma estandarizada, luego que los rasgos han sido transformados a promedio = 0 y varianza = 1. Esta transformación permite expresar los cambios en unidades de deviación estándar y así comparar la fuerza de la selección entre poblaciones o eventos secuenciales de selección. Por convención los coeficientes de selección estandarizados lineales y no lineales son denominados β' y γ', respectivamente.

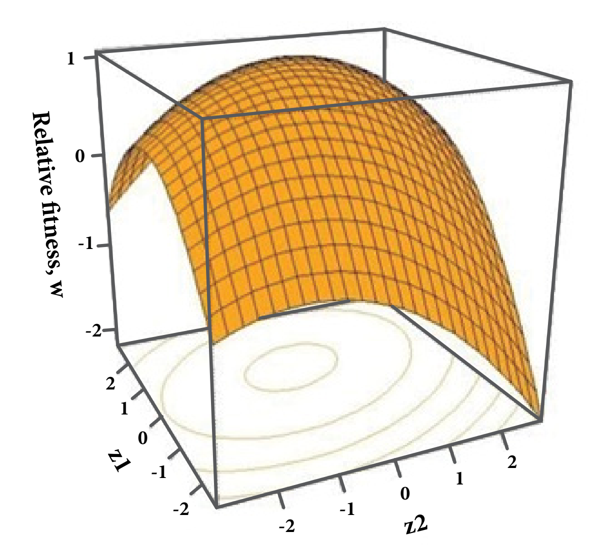


Figura 6. Superficie de selección estabilizadora bivariada con $\gamma_{11} < 0$, $\gamma_{22} < 0$ y $\gamma_{12} > 0$. Tomado de Steven Arnold (en preparación).

Actualmente, se otorga gran importancia a la selección multivariada (*i.e.*, entre combinaciones de pares de rasgos). Esta información es proporcionada por los coeficientes de

selección cuadrática γ_{ii} y correlacional γ_{ij} en la Ecuación 2. En la Figura 6 se describe una situación en que hay selección estabilizadora multivariada de tipo convexa para dos rasgos, z_1 y z_2. Aquí la adecuación biológica es representada como puntos en la superficie en función de los rasgos z_1 y z_2. Esta superficie puede ser proyectada en el plano donde se observa la existencia de un óptimo hacia el centro del piso de la figura con una caída en adecuación desde el óptimo en cualquier dirección.

Un caso e interpretación: el Don Diego de la Noche y sus polinizadores

Oenothera affinis (Onagraceae) es una especie herbácea con una amplia distribución en el sur de Sudamérica. Durante el día las flores se encuentran cerradas, abriendo solamente al atardecer y permaneciendo abiertas hasta la mañana siguiente. Sus flores son polinizadas por lepidópteros esfíngidos, los que introducen su espiritrompa a lo largo del tubo floral y sorben el néctar que se produce en la cámara del néctar en la base del tubo. Esta relación mutual donde el esfíngido obtiene néctar y la planta gana fertilización de sus óvulos (siempre y cuando alguna parte del cuerpo del esfíngido contacte los órganos reproductivos de la flor y transfiera polen de una flora a otra), hace plausible plantear la hipótesis que las plantas deberían elongar su tubo floral hasta asegurar el máximo de fertilización por unidad de visita de esfíngido. Sin embargo, como los tubos florales de las plantas de esta población exceden la longitud de las trompas de los esfíngidos (Figura 7), no hay razón para esperar que la selección promueva plantas con tubos largos.

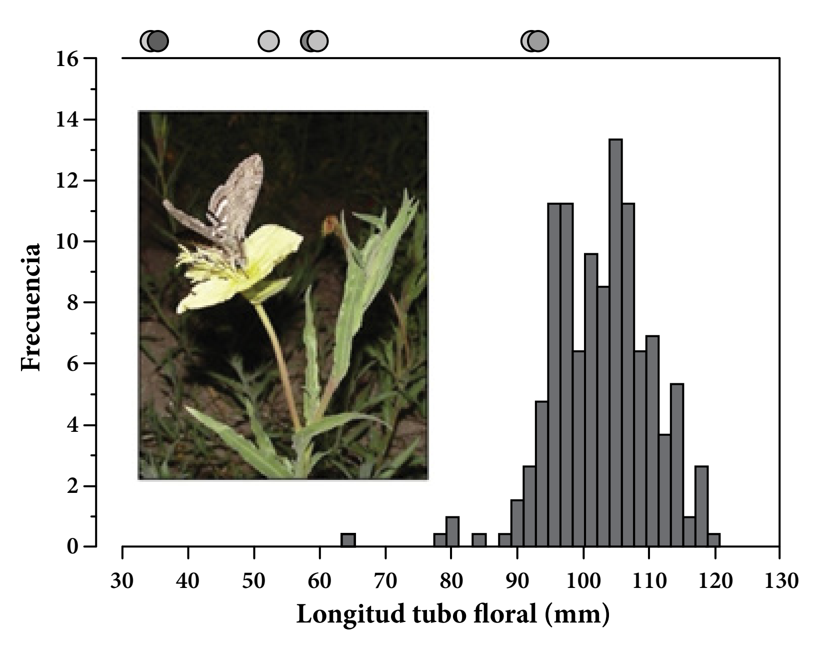


Figura 7. Distribución de longitudes de tubos florales de *Oenothera affinis* en una población Argentina cercana a Córdoba. Círculos sobre el recuadro indica la longitud de las trompas de lepidópteros esfíngidos recolectados en la población. La fotografía inserta muestra un ejemplar de *Manduca sexta* libando néctar de una flor de *O. affinis* (Datos de un trabajo colaborativo entre R. Medel, A. Cocucci y A. Sersic).

Si los esfíngidos decidieran visitar plantas con un tubo floral más largo que su propia trompa, al momento de libar el néctar, los órganos reproductivos de la flor contactarán necesariamente con el tórax y cabeza del esfíngido. En consecuencia, es perfectamente posible que, al menos desde la perspectiva de la planta, la longitud del tubo floral en la población se encuentre en equilibrio evolutivo, es decir, en un estado tal que la evolución del rasgo haya alcanzado el óptimo para aquel ambiente particular. Sin embargo, desde la perspectiva del polinizador, es posible que se favorezcan aquellos individuos con trompas más largas capaces de alcanzar el fondo del tubo floral. Al examinar la selección impuesta por los esfíngidos sobre el fenotipo floral del Don Diego de la Noche se obtuvo la siguiente tabla.

Tabla 1. Coeficientes de selección sobre 4 rasgos de la especie *Oenothera affinis* en una población cercana a Córdoba, Argentina.

Rasgo	**S'**	**β_i' (SE)**	**γ_{ii} (SE)**	**γ_{ij}' (SE)**		
				Largo Tubo	**Número flores**	**Tamaño planta**
Tamaño corola	0,063***	0,042 (0,020)*	-0,142 (0,116)	-0,014 (0,029)	0,012 (0,022)	-0,005 (0,023)
Longitud tubo	0,049**	0,016 (0,019)	-0,098 (0,272)	-	-0,052 (0,031)	0,011 (0,022)
Número flores	0,040*	0,029 (0,018)	-0,007 (0,013)	-	-	0,006 (0,024)
Tamaño planta	0,075***	0,059 (0,019)**	-0,041 (0,014)**	-	-	-

De aquí se puede concluir que la mayor parte de los diferenciales de selección (*s*') fueron estadísticamente significativos, sugiriendo que la mayoría de los rasgos fueron seleccionados por los esfíngidos en la población de estudio. Sin embargo, tales coeficientes dan información de la selección total recibida por el rasgo, incluyendo selección directa y selección indirecta que ocurre a través de rasgos correlacionados. Al examinar la fuerza de la selección directa actuando sobre los rasgos se observa que solamente el tamaño de la corola y el tamaño de la planta estuvieron bajo la acción directa de la selección. La longitud del tubo floral, tal como se esperaba, no fue blanco de la selección-mediada por polinizadores. Mientras el cambio en el tamaño de la corola puede ser atribuible a la acción de polinizadores esfíngidos, no es claro de qué manera el tamaño de la planta podría ser blanco de la selección. El coeficiente direccional para el tamaño de la corola fue relativamente bajo aunque significativo, lo cual sugiere que los esfíngidos podrían generar (si es que el rasgo posee suficiente heredabilidad) tamaños de corola 0,042 unidades de desviación estándar mayores en la próxima generación que lo observado en la población actual (Figura 8A). Respecto al tamaño de la planta, se observó selección direccional significativa pero también un gradiente no lineal significativo de signo negativo, indicando la existencia de selección de tipo estabilizadora y

una tendencia a disminuir la varianza del rasgo en la próxima generación. Por lo tanto, la expectativa es que los futuros padres sean plantas de mayor tamaño pero menos variables que las plantas actuales (Figura 8B).

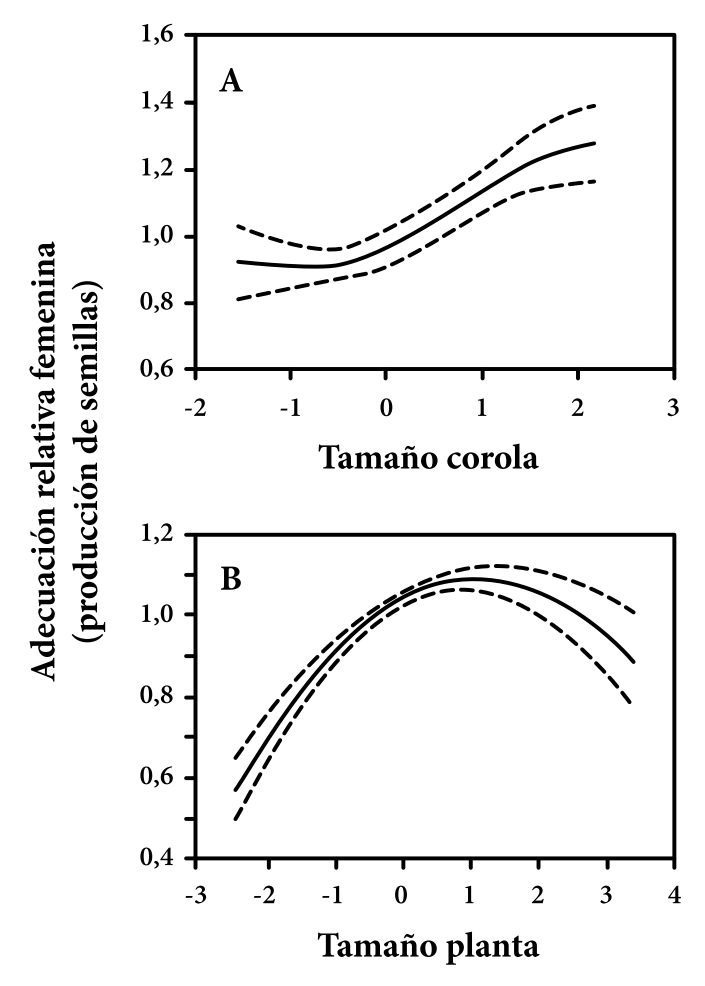


Figura 8. Superficie de selección sobre **(A)** el tamaño de la corola y **(B)** el tamaño de la planta. La línea continua indica las estimaciones promedio de adecuación biológica y las líneas sementadas indican el intervalo de confianza (95%) en torno a los valores estimados. El intervalo de confianza se estimó mediante un *spline* cúbico.

En este punto es importante diferenciar entre dos términos relacionados pero conceptualmente distintos. El concepto de *selección natural* es distinto de *respuesta evolutiva a la selección natural* (**RESN** desde aquí en adelante). Esta diferencia es sutil y suele ocasionar muchas confusiones. Mientras la SN da cuenta del *proceso* de selección que ocurre sobre las variantes fenotípicas en una población, fenómeno también llamado *selección fenotípica*, la RESN se refiere a los *efectos* de la selección natural sobre la estructura genotípica y fenotípica de las poblaciones *entre* generaciones. Esta distinción implica que SN y RESN no se deben usar de manera intercambiable. De hecho, es perfectamente posible que la SN no tenga mayor impacto evolutivo en algunos casos. Como podremos ver más adelante, si bien la existencia de SN es condición necesaria para la ocurrencia de RESN, no es suficiente

para su ocurrencia. Para que la SN tenga algún impacto sobre el promedio y variación de los fenotipos entre generaciones es necesario que al menos parte de los fenotipos seleccionados se transmitan en alguna medida a la siguiente generación. Esta fracción que se transmite se cuantifica mediante la *heredabilidad* de los rasgos del fenotipo que nos interesa estudiar. Cada rasgo del fenotipo total tiene su propio valor de heredabilidad, pudiendo algún rasgo ser altamente heredable, es decir con mucho potencial para evolucionar si es que la SN es fuerte, mientras otro rasgo fenotípico de la misma población puede ser muy poco heredable. En este último caso, por muy fuerte que sea la fuerza selectiva, al no haber suficiente variación genética aditiva asociada al rasgo, no habrá RESN. Como hemos visto anteriormente, actualmente existe una robusta metodología estadística para estimar, i) los coeficientes de selección y, ii) los valores de heredabilidad para los rasgos de interés. Conociendo ambos términos es posible efectuar predicciones concretas relacionadas con el cambio fenotípico esperable a través de generaciones. Este cambio suele expresarse como modificaciones en el promedio y varianza en la distribución del fenotipo de interés a lo largo de generaciones sucesivas. Es una curiosidad histórica que hasta hace muy poco tiempo los ejemplos más claros de evolución fenotípica provenían de estudios efectuados por manejadores de cultivos y mejoramiento genético. Aún son relativamente pocos los estudios que combinan ambos aspectos en poblaciones naturales.

Una de las ecuaciones más importantes para estimar la RESN para el caso de un solo rasgo es la *ecuación de los criadores*,

$$\mathrm{R} = h^2 s \qquad (3)$$

A pesar de su gran utilidad y poder predictivo, la limitación de esta ecuación es que da cuenta sólo de evolución univariada, es decir, de un solo rasgo, en circunstancias que el proceso evolutivo es inherentemente multivariado. Para dar solución a este inconveniente es que se implementó una extensión de la ecuación de los criadores (Lande 1979), esta vez considerando un vector V de gradientes de selección que informan sobre el efecto directo de la selección actuando sobre un conjunto de rasgos. Al mismo tiempo, la heredabilidad del modelo univariado (Ecuación 3), es reemplazado por una matriz G de parámetros genéticos que representan los valores de heredabilidad de cada uno de los rasgos estudiados y las correspondientes correlaciones genéticas entre todos los rasgos. De este modo, el producto V x G proporciona un nuevo vector R de respuestas a la selección Δz_i para cada uno de los rasgos *i* estudiados, considerando los efectos directos ($G_{ii}\beta_i$, $G_{jj}\beta_j$) e indirectos ($G_{ij}\beta_i$, $G_{ji}\beta_j$) de la selección sobre el conjunto de caracteres *i*, *j* bajo estudio.

$$\begin{bmatrix} \Delta\bar{z}_1 \\ \Delta\bar{z}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_{11} & G_{12} \\ G_{12} & G_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_{11}\beta_1 + G_{12}\beta_2 \\ G_{12}\beta_1 + G_{22}\beta_2 \end{bmatrix} \qquad (4)$$

Además de predecir el cambio evolutivo esperado entre generaciones, este modelo permite identificar potenciales restricciones al cambio evolutivo. Por ejemplo, no habrá cambio evolutivo en el rasgo 1 cuando, i) el propio rasgo 1 posee una baja varianza genética (G_{11}), ii) el gradiente de selección sobre el rasgo 1 (β_1) es débil o ausente, o ii) existe una correlación genética (G_{12}) negativa de tal modo que 2 no permite la evolución de 1. En este último caso (iii) la covarianza o correlación genética opera como una restricción al cambio evolutivo.

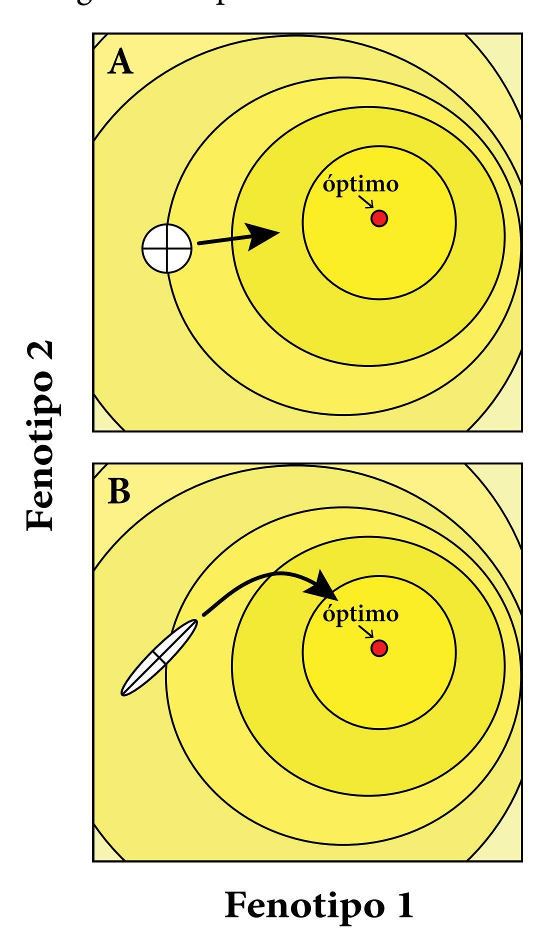


Figura 9. Representación de la trayectoria evolutiva de una población (dos genotipos) hacia un óptimo ambiental estable en una población con rasgos **(A)** sin correlación genética **(B)** correlacionados genéticamente.

Un aspecto importante de la evolución multivariada es que a diferencia del caso univariado en que la población puede moverse directamente hacia el óptimo ambiental, debido a restricciones impuestas por correlaciones genéticas la aproximación al óptimo no es lineal sino que depende de la fuerza de las correlaciones entre los rasgos involucrados (Figura 9).

Conclusiones

Actualmente, uno de los desafíos importantes de la teoría de evolución fenotípica consiste en congeniar los modelos de evolución multivariada de caracteres cuantitativos (*i.e.*,

aquellos desarrollados brevemente en este capítulo) con aquellos de nivel macroevolutivo, es decir con los fenómenos de nivel superior al poblacional (*e.g.*, tasas de especiación, extinción y diversificación de especies). A pesar de formar parte implícita del modelo de evolución de Darwin, el avance en estos dos dominios ha ocurrido de manera relativamente independiente, lo cual ha generado un enorme hiato que no ha permitido lograr una visión unificada del cambio evolutivo en niveles micro y macroevolutivo. Esfuerzos teóricos recientes y nuevas evidencias empíricas permiten estar optimista respecto a la elaboración de puentes conectores. Por ejemplo, si los procedimientos que permiten representar y comprender la evolución de fenotipos a nivel filogenético se sustentan en modelos de cambio fenotípico poblacional y alteraciones de frecuencias genéticas, debiera ser posible en principio lograr conexiones razonables entre ambos dominios. En este contexto, diversos modelos de cambio se han examinado para representar la evolución de especies a un nivel filogenético que cuentan con modelos genético poblacionales (*e.g.*, modelos de difusión, modelos de umbrales, modelos de cadenas de Markov, procesos escocásticos basados en modelos de movimiento Brownia-

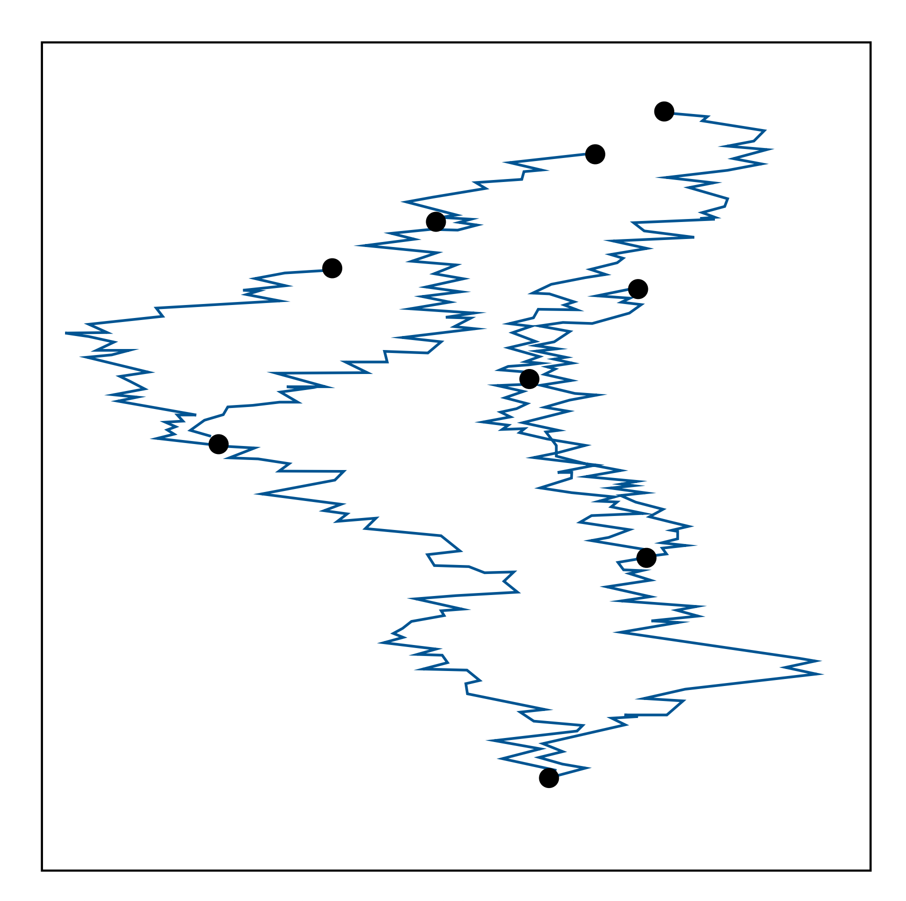


Figura 10. Evolución de un linaje bajo un modelo de cambio Browniano. Cada punto representa una especie ancestral o terminal (Figura 23.2 en Felsenstein 2004). En esta figura se observa la resultante de la evolución de un rasgo a partir de un proceso estocástico desde un único ancestro que se diversifica en 5 especies, cada rama sujeta a evolución Browniana independiente con varianza s^2 por unidad de tiempo y cambio neto en el tiempo *t* extraído de una distribución normal con promedio 0 y varianza s^2t.

no, entre otros, ver revisión en Felsenstein 2004, p. 391). El objetivo es encontrar un modelo poblacional que con el menor número de supuestos sea capaz de representar el proceso de evolución de los linajes de especies. Por ejemplo, una representación del proceso bajo un modelo Browniano es indicado en la Figura 10.

Finalmente, a lo largo de este capítulo se ha intentado revisar de una manera sencilla y didáctica algunos conceptos centrales de la maquinaria microevolutiva para la evolución fenotípica, incluyendo algunas perspectivas de desarrollo actual. Este resumen no ha pretendido ser exhaustivo sino que representa un punto de partida para ingresar en mayor profundidad a los tópicos más complejos de evolución fenotípica en poblaciones naturales.

Agradecimientos

El autor agradece al Proyecto FONDECYT 1120155 (Ecological and genetic constraints on honesty evolution; Investigador Principal: Dr. Rodrigo Medel).

Glosario

Adecuación biológica: fenotipo fundamental en biología evolutiva que resume los componentes de sobrevivencia y fecundidad y que permite la evolución poblacional.

Alelo aditivo: estado de un gen cuyo efecto sumado al de otros genes contribuye a la expresión de un rasgo fenotípico. Posee la propiedad de transmitirse a las siguientes generaciones.

Coeficiente de selección: Se refiere a cualquier parámetros, lineal o no lineal, que informa sobre la fuerza, signo y forma de la selección actuando sobre un rasgo fenotípico.

Dominancia: Se refiere a la contribución relativa de un alelo a un valor fenotípico respecto a la contribución del alelo alternativo. Si ambos alelos tienen igual dominancia, hay codominancia o dominancia igual a 0.

Fenotipo: Propiedad mensurable del organismo que resulta de la acción genética, ambiental, del desarrollo y sus interacciones. Su relación con el contexto ambiental posibilita el cambio evolutivo.

Heredabilidad: Índice que indica cuanto de la variación fenotípica poblacional es atribuible a factores genéticos.

Rasgo cuantitativo: rasgo organísmico cuya variación intrapoblacionall es de naturaleza continua.

Respuesta evolutiva a la selección: Expectativa de cambio en el fenotipo uni o multivariado promedio de una población entre generaciones.

Selección fenotípica: Intercambiable con selección natural. Se refiere al proceso de representación diferencial de los individuos a un nivel intrageneracional.

Varianza fenotípica: Se refiere a la variación poblacional de un rasgo fenotípico.

Bibliografía

Brodie E.D., A.J. Moore & F.J. Janzen. 1995. Visualizing and quantifying natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 313–318.

Conner J.K. & D.L. Hartl. 2004. *A primer of ecological genetics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Cuartas-Domínguez M. & R. Medel. 2010. Pollinator-mediated selection and experimental manipulation of the flower phenotype in *Chloraeaabletioide*s (Orchidaceae). *Functional Ecology* 24: 1219–1227.

Felsenstein J. 2004. *Inferring phylogenies*. Sinauer Associates, Massachusetts.

Fisher R.A. 1930. *The genetical theory of natural selection*. Clarendon Press, Oxford.

Gonzáles W.L., L.H. Suárez, R. Guiñez & R. Medel. 2007. Phenotypic plasticity in the holoparasitic mistletoe *Tristerixaphyllus* (Loranthaceae): consequences of trait variation for successful establishment. *Evolutionary Ecology* 21: 431–444.

Kingsolver J.G. & D.W. Pfenning. 2007. Patterns and power of phenotypic selection in nature. *Bioscience* 57: 561–572.

Lande R. 1979. Quantitative genetican anlysis of multivariate evolution, applied to brain:body size allometry. *Evoluti*on 33: 402–416.

Lande R. & S.J. Arnold. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37: 1210–1226.

Larson E.J. 2004. *Evolution: The remark able history of a scientific theory.* Random House, New York.

Lynch M. & B. Walsh. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

Medel R. 2000. Assessment of parasite-mediated selection in a host-parasite system in plants. *Ecology* 81: 1554–1564.

Medel R., A. Valiente, C. Botto-Mahan, G. Carvallo, F. Pérez, N. Pohl & L. Navarro. 2007. Theinfluence of insects and humming bird son the geographical variation of the flower phenotype in *Mimulusluteus*. *Ecography* 30: 812–818.

Medel R. & J. Nattero. 2009. Selección mediada por polinizadores sobre el fenotipo floral: examinando causas y blancos de selección natural. En: Medel, R., M.A. Aizen, & R. Zamora (eds.). *Ecología y Evolución de Interacciones Animal-Planta: Conceptos y Aplicaciones.* Editorial Universitaria, Chile.

Medel R., M.A. Méndez, C.G. Ossa & C. Botto-Mahan. 2010. Arms-race coevolution: the local and geographic structure of a host-parasite interaction. *Evolution, Education and Outreach* 3: 26–31.

Mitchell-Olds T. & R.G. Shaw. 1987.Regression analysis of natural selection: statistical inference and biological interpretation. *Evolution* 41: 1149–1161.

Schluter D. 1988. Estimating the form of natural selection on a quantitative trait. *Evolution* 42: 849–861.

Capítulo 7

Genética de poblaciones

Carlos Y. Valenzuela
Programa de Genética Humana, ICBM,
Facultad de Medicina, Universidad de Chile

Palabras claves: : pangénesis, población mendeliana, frecuencias genotípicas, frecuencias génicas, polimorfismo, monomorfismo, panmixia, mutación, selección, deriva genética, migración, equilibrio de Hardy-Weinberg, selección normalizante, direccional, disruptiva, resiliencia.

Introducción

El problema central

Propuesto el proceso evolutivo, por Darwin, como descendencia (herencia) con variación y diversificación por selección natural, quedó como problema central cuál era el origen de la diversidad y cuáles eran las leyes de transmisión de los caracteres y consecuentemente las de la evolución. En justicia no sólo Darwin fue quien propuso estas ideas, también lo hizo Wallace en casi los mismos términos. Sin embargo, la mayor parte de los biólogos de fines del siglo XVIII y los del siglo XIX eran evolucionistas bajo el nombre de transmutacionistas, creían en la transformación de las especies y varios pasaron sus vidas realizando cruces entre cepas, razas y especies para obtener híbridos fértiles (Kolreuter, Gardner, precursores de Mendel); con resultados muy pobres en cuanto a fertilidad de los híbridos interespecíficos en animales pero no así en plantas (trigo, maíz, arroz y otros cul-

tivables). En Chile el Abate Molina fue claramente evolucionista unos 60 años antes de los trabajos de Darwin-Wallace. Uno de estos convencidos evolucionistas fue Mendel que emprende sus investigaciones que duraron más de ocho años con el objeto de dilucidar las leyes que rigen el proceso de evolución orgánica (lo dice así en su trabajo fundamental). Cabe decir que este trabajo de Mendel fue publicado en 1865 (y no se generalizó hasta 1900 con motivo de su redescubrimiento), sólo siete años después de los trabajos de Darwin y Wallace (los empezó en 1956).

Pero las investigaciones de Mendel concluyeron que los factores hereditarios eran invariantes y la variación observada era una simple combinatoria de los factores fijos existentes por lo que la evolución era imposible. Por otra parte Darwin creía en la **pangénesis** que venía desde los griegos: los órganos enviaban gémulas por vía sanguínea a los gametos y estos se mezclaban para constituir los nuevos individuos. La pangénesis también hacía difícil la mantención de la variación por la tendencia, al combinarse las acciones de las gémulas en el descendiente, de ir al promedio y además, había que aceptar sin fundamento que las gémulas podían variar entre generaciones. Cuando en 1900 se redescubrieron los trabajos de Mendel, quedó claro que la herencia era particulada, es decir, factores hereditarios discretos, que no se mezclaban en los individuos y que segregaban en los gametos en proporciones definidas (1/2) y que producían los caracteres. Quedó también claro que la variación de los caracteres era producida por la combinatoria de estos factores (llamados genes posteriormente) en los individuos, que en el caso de las especies diploides eran dos, pero que al haber muchos de ellos en la población podían originar una variación enorme. Posteriormente se descubrió que estos genes estaban en cuerpos teñibles y visibles al microscopio a los que se llamó cromosomas. Más tarde se descubrió que la naturaleza de ellos correspondía al ácido desoxiribonucleico (ADN) con sus cuatro bases adenina, timina, guanina y citosina (A, T, C y G, respectivamente).

Se había descubierto la regularidad en la producción de diversidad en los individuos y la mantención de esa variación en la población; pero esa diversidad se conservaría igual hasta el infinito. Por tanto lo que faltaba por descubrir era el origen de la nueva diversidad o la fuente de la variación. Esta fuente de variación se descubrió y resultó ser la mutación tanto puntual como a nivel cromosómico. Entonces la mutación produciría nuevos alelos (el nombre para los genes alternativos que pueden pasar sólo uno al gameto correspondiente), y estos por combinación en los individuos diploides (eucariotes en general) o directamente en los haploides (procariotes en general) darían y mantendrían la diversidad genotípica y en interacción con el ambiente darían la diversidad fenotípica. Estaba todo listo para hacer una teoría cualitativa y cuantitativa del comportamiento de los genes, su variación y mantención en las poblaciones.

Desarrollo

La población

Una población es un conjunto de seres reales o teóricos: de números, de tarros de una fábrica, de animales de un cerro, etc. aquí nos interesa precisar que es un conjunto de seres vivos que interactúan a través de relaciones bióticas (de vida) que pueden ser de ancestría o descendencia o ecosistémicas. Nos interesa la evolución de estas poblaciones y para ello debemos definir como describiremos, constataremos o mediremos los cambios a través del tiempo o de las generaciones. El elemento fundamental de la genética del cual sabemos su transmisión hereditaria es el carácter que puede ser un fenotipo.

Caracteres y fenotipos

Un carácter es un elemento morfológico, fisiológico, bioquímico o de comportamiento de los seres vivos por el que podemos clasificar o distinguir a los individuos de una población. Los fenotipos son caracteres que tienen alguna determinación genética. Todo fenotipo es un carácter pero no todo carácter es un fenotipo. El idioma que se habla no tiene ninguna determinación genética, es un carácter pero no un fenotipo. La velocidad con que se habla si es un fenotipo porque alguna determinación genética tiene. Hay fenotipos moleculares como la ubicación de una base nucleotídica en un sitio nucleotídico que prácticamente no tienen componente ambiental (pero puede mutar y eso es algún determinante ambiental). El concepto o convicción central de la biología actual es que todo carácter es producido por la interacción entre el genoma y el ambiente, siendo esta nula en el caso de los caracteres no fenotipos donde el genoma tiene acción cero.

Clases o tipos de caracteres o fenotipos

Los caracteres pueden clasificarse como cualitativos si son irreductibles o inexpresables por números o cuantitativos si pueden describirse por una función numérica. Entre los cualitativos, que se describen en la población por su distribución de frecuencias, tenemos los nominales y los ordinales. Los nominales no tienen relación jerárquica entre ellos como ser los grupos sanguíneos: AB, A, B y O y en general las condiciones sano - enfermo. Los ordinales tienen relación jerárquica entre ellos como ser los estratos socioeconómicos. Entre los cuantitativos están los discretos y los continuos. Los discretos son descriptibles con funciones en los números naturales, como ser número de dientes, número de vértebras y que pueden tratarse poblacionalmente con las frecuencias o bien con medidas de centralidad (promedios, modas, medianas) y de dispersión (varianza, desviación típica, percentiles), técnicamente hablando con funciones de distribución y de probabilidad discretas;

estos caracteres han recibido también el nombre de merísticos. Los continuos se describen con funciones en los números reales como ser estatura, peso, presión arterial, etc. y se tratan poblacionalmente con medidas centrales y de dispersión como los discretos; técnicamente hablando con distribuciones de densidad o probabilidad continuas. Las preguntas evolutivas pueden formularse ahora precisamente en función de estas distribuciones de frecuencias o de sus medidas de centralidad y de dispersión ¿Cuál será la tendencia del porcentaje de la votación de la Derecha política? ¿Aumentará la estatura en el chileno? ¿Disminuirá la desigualdad socioeconómica en Chile? ¿Se modificarán las frecuencias de los grupos sanguíneos?.

Caracteres	
Cualitativos	Nominales
	Ordinales
Cuantitativos	Discretos (Merísticos)
	Continuos

Debe notarse que un fenotipo cuantitativo continuo puede ser producido por una pareja de genes en un locus con una amplia gama de interacción ambiental que produce en la población una curva *gaussiana*; pero también puede ser producido por alelos de múltiples loci que agregan un poco al fenotipo y las clases discretas son borradas por el ambiente. Pero un fenotipo discreto sea merístico, o cualitativo puede también ser producido por alelos de un locus o de múltiples loci interactuando con el ambiente con efecto umbral (más de 4 alelos producen un fenotipo, 4 o menos producen otro fenotipo).

Frecuencias genéticas: elemento fundamental de la genética de poblaciones

Nos preocupa la evolución de los fenotipos y su determinación genética ya que los caracteres que no son fenotipos tendrán una evolución principalmente ambiental, circunstancial o contingente no asimilable a las leyes de la Genética; esta evolución será motivo de la Sociología, Antropología u otras ciencias. Pero surge la fascinante pregunta, por ejemplo, si hay relación causal entre la estructura genética y la socioeconómica cultural que no podemos tratar aquí. Las herramientas para describir esta evolución se desarrollaron primero para los caracteres cualitativos, pues fueron éstos los que usó Mendel. Entonces la pregunta es ¿Cómo se modificarán las frecuencias fenotípicas, genotípicas y génicas en el transcurrir de las generaciones? Describiendo y encontrando estas leyes se determinará cómo evolucionarán los fenotipos. Con un simple ejemplo presentaremos el cálculo de frecuencias genéticas (se entiende fenotípicas, genotípicas y génicas); elegimos el sistema sanguíneo MN en donde en un locus pueden haber dos alelos M y N que son codominantes por lo que se determinan en la población tres clases de fenotipos y genotipos MM (homocigotos M), MN (heterocigotos) y NN (homocigotos N). Tenemos una población de 10.000 individuos

Fenotipo	MM	MN	NN	Total
Número	3.610	4.780	1.610	10.000
Frec. fenotípica	0,361	0,478	0,161	1,000
Frec. genotípica	0,361	0,478	0,161	1,000

En este caso por ser codominantes las frecuencias genotípicas igualan a las frecuencias fenotípicas. Nuestra pregunta es ahora cuáles son las frecuencias génicas fM = p y fN = q (p + q =1). Estas frecuencias surgen de contar el número de genes (teóricos) M o N que tienen los homocigotos (por 2) y los heterocigotos (por 1), divididos por el número total de genes en la población.

Frec M = p = [3.610x2(MM) + 4.780(MN)]/2T = 12.000/20.000 = 0,6

Frec N = q = [1.610x2(NN) + 4.780(MN)]/2T = 8.000/20.000 = 0,4

Pero también se puede calcular a partir de la frecuencia de los homocigotos respectivos por 1 (dan un único gameto M o N) más la frecuencia de los heterocigotos dividida por 2 (dan M y N con frecuencia ½)

f(M) = f(MM)+f(MN)/2 = (0,361+0,239=0,6); f(N)=f(NN)+f(MN)/2

En general f(Gi) = f(GiGi) + [∑f(GiGj)]/2, j≠i, es decir la frecuencia de un gen es dada por la frecuencia del homocigoto más ½ de la frecuencia de los heterocigotos que lleven ese alelo, ya que en el locus puede haber más de dos alternativas alélicas. Se acostumbra llamar p y q a las frecuencias alélicas cuando en un locus se estudian dos alelos; obviamente (p + q) = 1.

Hemos encontrado que en esta población las frecuencias genéticas son las descritas ¿Se mantendrán en el tiempo?

Estructura genética de una población

Se entiende por estructura genética de una población la condición dada por sus frecuencias génicas o genómicas, en sentido más amplio, sus relaciones de ancestría, descendencia y apareamiento que dan un proceso dinámico (en el tiempo) sea de su mantención o variación. Se entiende por equilibrio genético de una población si la estructura genotípica no cambia en el tiempo. La pregunta que nos ocupa es ¿son los equilibrios genéticos posibles?

Cuando en una población hay varias formas genéticas se dice que es polimórfica; cuando hay una sola forma se dice que es monomórfica para esa forma (frecuencia 1) y que todas las otras están eliminadas (frecuencia 0). El polimorfismo se ha definido operacionalmente

condicionando a la o las formas con menor frecuencia a no ser esta superior a 1% (0,01) para que no pueda ser producido por simple mutación; pero la definición en categorías absolutas es la dada previamente, sin importar la frecuencia (mayor que 0) del menos frecuente.

Fuentes de la variación de las frecuencias genéticas

La mutación, es la variación de un alelo por alteración en su secuencia de bases que ocurre entre una generación y la siguiente. Ocurre con diferente tasa por generación en procariotes (10^{-6} a 10^{-7} por sitio nucleotídico por generación celular) o eucariotes (10^{-8} a 10^{-9} en igual dimensión). En cuanto a las bases se tiene que hay mutación de una hacia las otras tres (directa) y de las otras tres hacia ella (reversa). Las mutaciones son recurrentes e inexorables, es decir están ocurriendo siempre en ambos sentidos.

La selección, los individuos pueden dejar un número diferente de descendientes por causas genéticas. Los genotipos son así seleccionados a través de los fenotipos que determinan y las frecuencias génicas se modifican concordantemente. Se define como adecuación biótica o *fitness* absoluto al número de descendientes fértiles que un individuo, genotipo o fenotipo produce. Si es menor a uno es negativo, si es uno es neutro y si es mayor que uno es positivo. El *fitness* relativo es el *fitness* absoluto dividido por algún *fitness* aunque se usa generalmente el mayor *fitness*. Se llama coeficiente de selección absoluto a la diferencia del fitness absoluto con 1, así hay selección positiva que no tiene tope numérico, selección negativa que puede llegar hasta -1 y neutralidad selectiva con coeficiente 0. El coeficiente de selección relativo es la diferencia entre el fitness relativo y 1; es siempre negativo excepto para el mayor fitness en que es 0. Se definen también fitness y coeficientes de selección positivos pero el lector no tendrá dificultad en entender que esto es meramente una convención algebraica (cambio de signos algebraicos). En la determinación del fitness influyen la fertilidad, la mortalidad, la morbilidad, la nupcialidad y otros procesos que directa o indirectamente condicionan el número de descendientes de un individuo.

La deriva genética, hay fluctuaciones al azar o contingentes en las frecuencias genéticas por simple muestreo o disposición en los procesos de producción de gametos, en la fertilización y en todos los eventos necesarios para la producción y vida de los individuos (ver componentes del fitness). Mientras mayor es el número de individuos menos probable es repetir la misma frecuencia genética en la generación siguiente (más probable que varíe), pero mientras menor es el número la variación de las frecuencias entre generaciones puede ser más grande. En el total es esta mayor magnitud la que predomina y por eso en las poblaciones más pequeñas la variación de las frecuencias por simple azar será más grande.

La migración, si se mezclan poblaciones con diferentes frecuencias genéticas la resultante tendrá frecuencias intermedias.

La panmixia, en poblaciones con reproducción sexuada si la elección de la pareja es al azar se habla de cruzamientos panmícticos. Si se eligen preferentemente fenotipos similares se trata de isofenia y anisofenia en caso contrario. Si se eligen individuos emparentados se habla de endogamia y de exogamia si se evitan tales emparejamientos.

Equilibrios genéticos poblacionales

Equilibrio panmíctico o de Hardy-Weinberg

Si en los varones las frecuencias génicas, en la generación 0 de M y N son p_0 y q_0 respectivamente y en las mujeres las frecuencias son las mismas que en los varones, **si el apareamiento es al azar, si no hay mutación, ni selección, ni migración** y si la población es infinitamente grande para que **no haya fluctuaciones por deriva**, se tiene:

	Varones	
Mujeres	**M** p_0	**N** q_0
M p_0	MM p_0^2	MN p_0q_0
N q_0	NM q_0p_0	NN q_0^2

$$MM\ (p_0^2) + MN\ (2p_0q_0) + NN\ (q_0^2)$$

$$p_1 = f(MN) + f(MN)/2 = p_0^2 + 2p_0q_0/2 = p_0^2 + p_0q_0 = p_0(p_0 + q_0) = p_0$$

Este resultado se enuncia como que en equilibrio panmíctico:

i. Las frecuencias fenotípicas, genotípicas y génicas se mantienen ($p_1 = p_0$) entre generaciones;

ii. Las frecuencias genotípicas están dadas por el cuadrado del binomio de las frecuencias génicas $(pM + qN)^2 = p^2MM + 2pqMN + q^2NN$.

Esto fue demostrado por el matemático Hardy y por el obstetra Weinberg en 1908 que utilizó el desglose de las parejas y de sus respectivas segregaciones (no lo incluiremos aquí). Había sido ya descubierto por Castle en 1904 pero quedó olvidado. Este es un modelo teórico de equilibrio genético inexistente ya que siempre hay mutaciones, selección, la población es finita luego fluctúan sus frecuencias al azar y contingentemente y hay casi siempre apareamientos dirigidos; la migración no es tan generalizada. Este modelo sirve para darse cuenta, al pesquisar sus desviaciones, de los procesos envueltos en su modificación: migración, selección, deriva, mutación, no panmixia.

Equilibrio por mutación directa y reversa.

Si la tasa de mutación directa de M hacia N es u y la tasa de mutación reversa de N hacia M es v, tenemos que al expresar el cambio en frecuencias hay una proporción up que pasa de M a N y una vq que pasa de N a M. En el equilibrio se tendrá $up_e = vq_e$ que algebraicamente resulta $up_e = v(1 - p_e)$, que implica $p_e(u + v) = v$; y por lo tanto $p_e = v/(u+v)$; y $q_e = u/(u+v)$. Este equilibrio es resiliente es decir si hay fluctuaciones de la frecuencia de equilibrio en más se genera la tendencia para disminuir la frecuencia y si la desviación es en menos se genera la tendencia aumentadora. Las mutaciones entre las bases A, T, G, C se pueden anotar como la matriz:

	Base mutante			
Base original	A	T	G	C
A	u_{AA}	u_{AT}	u_{AG}	u_{AC}
T	u_{TA}	u_{TT}	u_{TG}	u_{TC}
G	u_{GA}	u_{GT}	u_{GG}	u_{GC}
C	u_{CA}	u_{CT}	u_{CG}	u_{CC}

Con tasas iguales el equilibrio es: (¼)A; (¼)T; (¼)G; (¼)C. Si las transiciones (purina a purina y pirimidina a pirimidina) son distintas a las transversiones (purina a pirimidina y viceversa) también se obtiene ¼ para todas las frecuencias de bases. Si hay más de dos tasas las frecuencias serán diversas; pero dada la complementariedad de bases habrá tendencia a $fA = fT$ y $fG = fC$, aunque $(fA = fT) \neq (fG = fC)$.

Evolución bajo selección

Tomemos la notación de las frecuencias genotípicas según el modelo de Hardy-Weinberg y agreguemos el fitness relativo y la selección, suponiendo que el heterocigoto tiene el mayor fitness.

Genotipos	MM	MN	NN	Total
Frecuencia	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2	1
Fitness	1 - s	1	1 - t	1 - s - t
Coef. Sel.	s	0	t	

Entonces después de la selección tendremos,

Genotipos	MM	MN	NN	Total
Frecuencia	$p_0^2(1 - s)$	$2p_0q_0$	$q_0^2(1 - t)$	$1 - sp_0^2 - tq_0^2$

Entonces $p_1 = p_0(1 - sp_0)/(1 - sp_0^2 - tq_0^2)$, en el equilibrio $p_1 = p_0 = p_e$. El valor de p_e dependerá de los valores de t y s.

Caso de polimorfismo balanceado, aquí $0 < t, s < 1$; hay ventaja del heterocigoto. Resolviendo la ecuación de segundo grado se tiene que $p_e = t/(s + t)$ y $q_e = s/(s + t)$. Estas son frecuencias resilientes de las que el sistema no puede alejarse, la evolución aquí no es posible (nótese que selección no es sinónimo de evolución). **Caso de selección disruptiva:** $t, s < 0.0$ (selección positiva de ambos homocigotos, note el doble signo negativo que resulta en positivo en la tabla de genotipos), hay desventaja del heterocigoto y como se retira en cada generación la misma cantidad del alelo M y del N desaparecerá el que esté en menor frecuencia al momento de iniciar la selección, se produce un polimorfismo inestable que inexorablemente va a un monomorfismo de uno de los alelos.

Selección parcial contra los homocigotos recesivos, en este caso reemplazamos a M por A y a N por a; $s = 0$; $0 < t < 1$

Genotipo	AA	Aa	aa
H-W	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2
Fitness	1	1	1 - t
Frec. Correg.	$p_0^2/(1 - tq_0^2)$	$2p_0q_0/(1 - tq_0^2)$	$q_0^2(1 - t)/(1 - tq_0^2)$

Trabajamos con q que es la que se reduce $q_1 = q_0(1 - tq_0)/(1 - tq_0^2)$

El equilibrio solo se alcanza cuando $q_1 = q_0 = q_e = 0$. Es decir se elimina el alelo a.

Selección completa contra aa; entonces $t = 1$ y se tiene:

$$q_1 = q_0(1 - q_0)/(1 - q_0^2)$$

como :

$$(1 - q_0^2) = (1 - q_0)(1 + q_0)$$

$$q_1 = q_0/(1 + q_0).$$

También el equilibrio se alcanza cuando $q_e = 0$, pero la evolución es más rápida; esta fórmula permite calcular la frecuencia q en la generación n, $q_n = q_0/(1+nq_0)$.

Selección contra los genotipos dominantes

Genotipo	AA	Aa	aa
H-W	p_0^2	$2p_0q_0$	q_0^2
Fitness	1 - s	1 - s	1
Post-selección	$p_0^2(1 - s)$	$2p_0q_0(1 - s)$	q_0^2

De donde $p_1 = p_0(1 - s)/(1 - s+sq_0^2)$. No podemos igualar aquí p_1 con p_0 en el equilibrio ya que si en éste p_e es 0 no podríamos dividir. Se realiza en este caso el delta generacional de p que es $\Delta p = -sp_0q_0^2/(1 - s + sq_0^2)$; luego p_e es 0 (cuando $\Delta p = 0$). Si s = 1 basta una generación de selección para hacer desaparecer A.

Equilibrio entre mutación y selección

Selección contra el homocigoto recesivo

El delta selectivo entre generaciones es $\Delta q = -tp_0q_0^2/(1 - tq_0^2)$ que debe igualarse al mutacional de sentido opuesto up, para que haya equilbrio, entonces, $up_e = -tp_eq_e^2/(1 - tq_e^2)$; $u = tq_e^2/(1 - tq_e^2)$; $u = tq_e^2(1 + u)$; $q_e = \sqrt{[u/t(1+u)]}$; como 1 + u es casi 1, $\mathbf{q_e \sim \sqrt{(\mu/t)}}$.

Selección contra el alelo dominante

El delta selectivo es $\Delta p = -sp_0q_0^2/(1 - s + sq_0^2)$ y el mutacional es vq (v: mutación de a hacia A); el equlibrio se alcanza si se igualan $vq_e = sp_eq_e^2/(1 - s + sq_e^2)$; entonces $v = sp_eq_e/(1 - s + sq_e^2)$; $v(1 - s + sq_e^2) = sp_eq_e$; que con algunas suposiciones simplificadoras (y sin u mutación de A hacia a) resulta: $\mathbf{p_e \sim v/s}$; $\mathbf{q_e \sim (1- v/s)}$.

Cuando **v** es similar a s las fórmulas no son válidas y se necesita la solución cuadrática exacta.

Todos los sistemas de equilibrio entre mutación y selección son resilientes, más aún si consideramos las mutaciones directas y reversas (no consideradas aquí por simplicidad de los ejemplos).

Comportamiento aleatorio de las frecuencias o deriva genética

Las amplitudes de las fluctuaciones azarosas (y contingentes) de las frecuencias génicas serán mayores mientras más pequeñas sean las poblaciones (tamaño N) pues la varianza y desviación típica de las frecuencias génicas serán iguales a $p(1 - p)/N$ y $\sqrt{[p(1 - p)/N]}$, respectivamente. Sin considerar la mutación recurrente, cuando aparece un nuevo mutante y por simple copias reproductivas, éste irá inexorablemente a la fijación (p = 1) o a la eliminación (p = 0) por simples fluctuaciones azarosas. Con mutaciones recurrentes la fijación y la eliminación (sentido absoluto) son imposibles pues la menor frecuencia del alelo M será al menos (v) y la mayor será (1 - u) al final de cada generación. Las fluctuaciones azarosas de las frecuencias genéticas hacen esperar para poblaciones de igual tamaño todas las frecuencias posibles y el equilibrio entre los diversos factores evolutivos se trata a continuación. El azar es distinto a la contingencia; un volcán no ocurre al azar y su efecto deletéreo sobre los

seres vivos en territorios aledaños tampoco es al azar; su acción matará a todos esos seres vivos independiente de sus genotipos, pero es muy difícil que su acción sea un "muestreo" mortal azaroso. Todas las variaciones contingentes del ambiente han sido confundidas con el azar, lo que es erróneo, aunque muchas de ellas ocurriendo en diversos sentidos pueden simular un efecto azaroso. El azar puede verse en el movimiento Browniano, en las regularidades Mendelianas o en los juegos de azar.

Equilibrio entre mutación y deriva

Dependerá de la relación entre el tamaño poblacional (N) y las tasas de mutación recurrente directa (u) y reversa (v). Se expresa esta condición como la proporción esperada de poblaciones en equilibrio dinámico en estados de fijación, polimorfismo y eliminación. Si $N(u + v)>1$ las poblaciones se encontrarán preferentemente en estados polimórfico y su distribución será campaniforme con cumbre en el centro de la distribución y la proporción de poblaciones con polimorfismos de frecuencias medias será mayor a medida que aumente N. Si $1>N(u + v)> 1/4$ habrá una distribución de poblaciones casi uniformes en el espectro de frecuencias génicas. Si $N(u + v)< 1/4$ las poblaciones con frecuencias 0.0 o 1.0 se irán haciendo más frecuentes (distribución en forma de U) a medida que decrezca N.

Equilibrio entre mutación, deriva y selección

Es igual al anterior pero la selección natural desplaza las frecuencias génicas hacia el gen más favorecido y disminuye las del desfavorecido dependiendo de su magnitud (el modelo de Wright). El estado neutral es el descrito en el párrafo anterior. En el conjunto de estos factores y en la población hay que considerar que la población no puede ser totalmente panmíctica y se constituirán grupos por cercanía física o de origen histórico y de ancestría. Puede también ocurrir que la población se divida en sub-poblaciones y éstas se vayan separando geográficamente. Por el proceso de deriva es muy difícil que todas las sub-poblaciones conserven las mismas frecuencias genéticas y se irán diversificando por simple azar y por contingencias históricas. Al separarse incluso al interior de una población encontrarán ambientes distintos y se producirán las condiciones para instalarse los equilibrios resilientes (cumbres adaptativas de Wright) mutación-selección y la deriva constituirá fluctuaciones en más o en menos de las frecuencias genéticas de equilibrio, pero no podrá alterar indefinidamente la tendencia resiliente, ya que su efecto neto (como en el movimiento Browniano) es cero. Por otra parte las fluctuaciones aleatorias de las frecuencias génicas o de las cuatro bases también constituyen un proceso resiliente azaroso con la entropía máxima, pero este azar total es incompatible con la vida porque en el sistema no hay energía libre para realizar trabajo y la organización biótica es imposible.

Migración

Tomemos un ejemplo que nos simplificará la presentación. Los españoles (europeos caucásicos) colonizaron Chile. Entre ellos el sistema Rh (RHD) era polimórfico y la frecuencia génica de Rh(-) o alelo d era 40% (q = 0,4) y el alelo Rh(+) o alelo D era 60% (q = 0,6). Los Amerindios chilenos no tenían el alelo Rh(-) y eran 100% D (p = 1,0; q = 0,0). La mezcla Amerindia – Caucásica en la actualidad es en el estrato socioeconómico bajo (m) = 40% = 0,4 Amerindia y (1 - m) = 60% = 0,6 Caucásica. El sistema RHD está en el cromosoma 1 por lo que se puede calcular la frecuencia génica mixta como:

$$q_{ch} = 0,6\ (\text{Cau}) \times 0,4\ (q_c) + 0,4\ (\text{Amer}) \times 0,0\ (q_A) = 0,24\ (\text{chilena})$$

que es la que se encuentra en este estrato socioeconómico. Mientras más mezcla Amerindia más cercana a 0 será la frecuencia q; en el estrato alto la frecuencia es similar a la hispánica. En forma reversa, sabiendo la frecuencia de una población mezclada y la de las ancestrales se puede calcular el porcentaje de mezcla.

Alteraciones de la panmixia

Aquí tenemos que ver cómo afecta al equilibrio de Hardy-Weinberg las variaciones del apareamiento. Debe notarse que las alteraciones de la panmixia sea la endogamia o exogamia y la isofenia o anisofenia no alteran las frecuencias génicas pero si la relación entre las frecuencias de homocigotos y heterocigotos. Así la endogamia y la isofenia aumentan la proporción de homocigotos y la exogamia y anisofenia aumentan la proporción de heterocigotos en relación a las proporciones de Hardy y Weinberg.

Factores direccionales y no-direccionales

Hemos visto que la mutación va de una base a otra o de un alelo a otro bien definidos; la selección es un proceso de reproducción diferencial de los genotipos en donde el fitness (coeficiente de selección) asignado tiene sentido preciso en ese momento generacional; el carácter direccional de la migración se entiende por si sólo; la deriva en cambio implica fluctuaciones de las frecuencias genéticas en más o en menos con igual probabilidad, pero su efecto promedio en las generaciones es cero.

Otros equilibrios

Se pueden producir equilibrios genéticos dado que la selección actúe en sentido opuesto en machos y hembras, o sea distinta en diferentes estados ontogenéticos, o dependa de la frecuencia siendo positiva para bajas frecuencias del gen y negativa para altas frecuencias.

Otros capítulos de la genética de poblaciones

Hemos tratado aquí de la genética de poblaciones de dos genes en un locus de especies diploides. El lector debe saber que hay estudios de genética de poblaciones en procariotes que son haploides, hay genética de poblaciones para alelos múltiples y para casos de caracteres cuantitativos debidos a varios genes. En este último caso se trata los caracteres en la población con las distribuciones correspondientes que generalmente es la distribución normal o Gaussiana. Por ejemplo la selección actuará sobre un fenotipo favoreciendo a los que están sobre o bajo el promedio (selección direccional), favoreciendo a los individuos con fenotipos cercanos al promedio (selección normalizadora) o favoreciendo a los fenotipos extremos (selección disruptiva). Hay citogenética de poblaciones que trata de la mantención y variación de los tamaños, forma (posición del centrómero) y contenido de los cromosomas. El descubrimiento reciente que los genomas han recibido aportes transversalmente de otras especies, preferentemente virus y procariotes requiere de una Genética de Poblaciones que recién empieza a desarrollarse, y en cuanto a evolución el árbol de la vida evolutivo debe cambiarse por el árbol-red de la vida.

Conclusiones

Genética de poblaciones y evolución

Hemos visto como se integró la genética Mendeliana (herencia particulada) con las teorías de Darwin-Wallace en un cuerpo coherente que se denominó la Teoría Sintética de la Evolución (TSE), desde los años 1930 a 1950. En los ‘60 se elaboró una teoría antagónica especialmente por Kimura, Ohta, King y Jukes que postulaba que la mayor parte del proceso evolutivo era producido y mantenido más bien por deriva que por adaptación selectiva (Teoría Neutral de la Evolución, TNE). El debate aún continúa aunque la TNE pura se hizo insostenible y hubo que agregarle procesos selectivos por una parte letales (selección purificadora) y por otra parte procesos selectivos con coeficientes de selección muy pequeños similares en magnitud a la tasa de mutación (Teoría Casi-Neutral de la Evolución TC-NE). El conocimiento genómico entregó otro desafío a las teorías evolutivas. Los genomas de las especies en su parte codificadora de proteínas son muy similares entre los individuos de esa especie; difieren a lo más en 2% de los sitios nucleotídicos, el 98% de los sitios es monomórfico (una sola base) dentro de la especie. El proceso evolutivo se presenta mayoritariamente como manteniendo los genomas y la excepción es la variación. Para la TSE no se trata de monomorfismos sino que de equilibrios resilientes mutación-selección con una muy baja frecuencia de la base o alelo seleccionado en contra, lo que ocurre incluso con coeficientes de selección que van de -10^{-3} hasta -1.0. Para la TNE se trata de selección purificadora de tres de las bases dejando a una sola de ellas que puede ser neutral. Pero esto es imposible ya

que una base neutral, como alelo en ese sitio, implica que cada individuo deja un solo individuo como descendiente (en promedio) y no puede compensar las pérdidas de individuos portadores de las otras bases, ni los cataclismos que llevarían a una reducción irreversible del número de individuos. Es necesario que en todos los sitios nucleotídicos del genoma como promedio, alguna de las cuatro bases tenga un coeficiente de selección positivo, sea ventajosa, para que la vida sea posible y esta es la proposición fundamental de la TSE. Puede algún pragmático decir que ambos modelos, selección purificadora y equilibrio resiliente con baja frecuencia son lo mismo en cifras, pero la diferencia es radical, para la TSE el fitness es variable, incluso en tiempos pequeños y puede cambiar con los cambios ambientales y los genómicos, para la TNE y la TC-NE el fitness es fijo. Bajo la TC-NE que agrega coeficientes de selección muy pequeños lo que se espera es un polimorfismo para todos los sitios nucleótidos donde las cuatro bases estén representadas en poblaciones independientes como las existentes en lagos, mares y océanos con seres vivos pequeños o unicelulares; esto no ha sido visto nunca y se encuentra el monomorfismo indicado. Sin embargo como la TNE y la TC-NE producen modelos predictivos, especialmente para calcular tiempos de evolución (reloj molecular), estas han sido utilizadas para construir y calibrar temporalmente filogenias. La TSE no puede utilizarse con ese objetivo porque la evolución que describe depende de la historia de las contingencias adaptativas y estas no siguen un modelo lineal, a veces es lenta, otras rápida o ultra-rápida. El promedio de eventos evolutivos (aparición de caracteres monomórficos en los grupos) en el tiempo (velocidad de evolución) es indistinguible en las teorías porque es calculado a posteriori; sin embargo, la varianza de esa velocidad debería ser igual al promedio en el caso de la TNE (distribución de Poisson) y superior al promedio en el caso de la TSE. Los datos muestran que mayoritariamente las varianzas son superiores a los promedios.

Glosario

Deriva genética: fluctuación aleatoria de la frecuencias genéticas que junto con la selección natural cambia las frecuencia genéticas de una población (especie) en el tiempo

Equilibrio de Hardy-Weinberg (también principio de H-W): establece que la composición genética de una población permanece en equilibrio mientras no actúe la selección natural ni ningún otro factor, como deriva genética, migración, mutación, cruzamientos no panmícticos; establece que las frecuencias genéticas no varían y las frecuencias genotípicas son iguales a la expansión cuadrática de las frecuencias génicas

Frecuencias génicas: o frecuencias alélicas, es la frecuencia o proporción de cada alelo de un locus dado en un población específica. La suma de las frecuencias génicas en una población es 1 (100 %)

Frecuencias genotípicas: en genética de poblaciones es la frecuencia o proporción (esto es $0 < f < 1$)

de genotipos en un una población

Migración: desplazamiento de una población (humana o animal) desde un lugar a otro.

Monomorfismo: Presencia en una población de un solo alelo.

Mutación: génica, molecular o puntual, son cambios en la secuencia de nucleótidos del ADN.

Pangénesis: propuesta por a Anaxágoras, Demócrito y los tratados hipocráticos, según la cual cada órgano y estructura del cuerpo producía pequeños sedimentos (partículas) llamadas gémulas, que por vía sanguínea llegaban a los gametos. El individuo se formaría de la fusión de las gémulas de la células

Panmixia: cruzamiento al azar de todos los individuos de una población. Todos los individuos de una población deben tener la misma posibilidad de cruzarse entre sí.

Población mendelianas: grupo de individuos de una misma especie que se cruzan entre si y comparten un mismo acervo genético (pool genético)

Polimorfismo: existencia/presencia en una población de más de un alelo de un gen, cuya frecuencia del alelo menor debe estar presente en un 0.5 a 1.0 % de la población

Selección direccional: los individuos ubicados fenotípicamente en uno de los extremos de una distribución poblacional son seleccionados en contra desplazándose la distribución hacia el o los caracteres en el otro extremo

Selección disruptiva: los individuos ubicados en ambos extremos de una población gausiana son los favorecidos por la selección en desmedro de los ubicados en el promedio, lleva a un equilibrio inestable.

Selección natural: en el marco de la evolución tiene un carácter de ley general y corresponde a la reproducción diferencial de los diferentes genotipos de una población biológica.

Selección normalizante: (estabilizadora, centrípeta), los individuos ubicados en los extremo de una población con distribución gausiana son los seleccionados en contra, manteniéndose en las generaciones los individuos que se encuentran cercanos al promedio.

Resiliencia: Es la condición por la que un sistema genera desde sí mismo las condiciones de volver al equilibrio una vez que éste ha sido desplazado hacia uno u otro extremo.

Bibliografía

Este capítulo ha sido escrito de tal modo que una persona con enseñanza media en Chile pueda entenderlo y desarrollarlo. En cuanto a los términos básicos y al glosario el lector puede ir a los buscadores de internet y eso es suficiente. Para las elaboraciones conceptuales puede encontrar un apoyo suficiente en los libros de biología o de genética general de nivel de escuela superior en los textos anglosajones o de *college* estadounidense.

Capítulo 8

Coevolución

Daniel Frías Lasserre
Instituto de Entomología,
Universidad Metropolitana de Ciencias de la Educación

Palabras Claves: coevolución, biodiversidad, epimutación, edición de RNAs, barajamiento de exones, coadaptación, comensalismo, protocoperación, mutualismo, simbiosis, amensalismo, parasitismo, competencia, depredación, ecosistemas.

Introducción

La evolución es un proceso natural y generalizado entre los organismos vivos que explica los cambios espacio-temporales de la materia orgánica y que se traduce en el origen de nuevas especies. Mediante este proceso se puede explicar la gran biodiversidad tanto en las plantas y en los animales. Los principales mecanismos que explican esta biodiversidad son las mutaciones, las epimutaciones, las ediciones de los ARNs, las recombinaciones genéticas, el empalme de exones, los reordenamientos cromosómicos, la deriva genética, las migraciones, el aislamiento reproductivo y la selección natural. Entre los organismos que constituyen los ecosistemas se producen diversos tipos de interacciones donde algunas de ellas son positivas tales como el comensalismo, la protocooperación, el mutualismo, la simbiosis, y otras son negativas como el amensalismo, el parasitismo, la competencia y la depredación. Debido a estas tramas ecológicas se producen presiones de selección entre los individuos que interactúan, variando en intensidad dependiendo de qué interacción se trata y de la complejidad de la misma. Estas presiones de selección pueden modificar la es-

tructura genética de uno o varios de los individuos interactuantes. Cuando estas presiones son recíprocas entre a lo menos un par de especies diferentes, la evolución de una de ellas depende de la evolución de la otra especies y viceversa, produciéndose así coevolución lo que se traduce en la herencia de algunos rasgos producto de la coadaptación genética de las especies interactuantes. Este proceso se produce tanto entre los organismos que constituyen los sistemas ecológicos terrestres (Gilbert & Raven 1973) como en los acuáticos (Vermeij 1983), pero también puede producirse entre los virus y sus huéspedes (Villarreal 1999).

Un trabajo pionero de coevolución es el Ehrlich y Raven quienes en l964 estudiaron las relaciones evolutivas entre plantas con flores y lepidópteros que las visitan, concluyendo que existía una coevolución entre esas plantas y los lepidópteros que vivían estrechamente asociadas a sus plantas huéspedes. La presencia de espinas y tricomas en las plantas son adaptaciones que han resultado como una respuesta a la herbivoría (Gilbert 1971), de manera similar muchos compuestos químicos de las plantas tales como fenoles, cianógenos y alcaloides se han originado como una defensa frente al ataque de las larvas de los herbívoros y estos últimos han generado defensas o sistemas de detoxicación frente a esas toxinas (Feeny 1973, Levin 1976, Montenegro *et al*. 1981). Una situación similar ocurre con algunos animales que poseen sustancias tóxicas producidas o acumuladas en sus tejidos, generadas por vías metabólicas propias y que les sirven como defensa para evitar la depredación, tal es el caso de algunos anuros, peces y medusas, por mencionar algunos.

Desarrollo

En un sentido amplio, el término Coevolución se refiere a la evolución conjunta de dos o más taxa que tienen estrechas relaciones ecológicas pero no intercambian genes y entre los cuales operan presiones recíprocas de selección, de tal manera la evolución de un taxón depende parcialmente de la evolución del otro (Ehrlich & Raven 1964). Bajo este marco, los insectos, desde el Cretácico, han coevolucionado con las Angiospermas o plantas con flores. El sistema reproductivo de estas plantas con el desarrollo de flores, sufrió una especialización que evolucionó paralelamente con el surgimiento de insectos polinizadores, de tal suerte que las plantas con flores dependen de los insectos para su reproducción. Esto se ha hecho evidente en la actualidad con la alarmante disminución de la población las abejas, en particular la *Apis melífera*. Los polinizadores a su vez, en las plantas con flores, encontraron refugio, sitios de reproducción y alimentación, diversificándose conjuntamente con las angiospermas, originándose interacciones ecológicas y coadaptación genética que han facilitado la mutua dependencia. Un modelo ya clásico de coevolución es lo que ocurre con las hormigas *Pseudomyrmex ferruginea* y la planta leguminosa *Acacia cornígera* en México (Janzen 1966, 1967). Entre estas especies se ha desarrollado un mutualismo obligatorio, de tal suerte que las hormigas dependen de las plantas para su sobrevivencia ya que desarrollan todo su ciclo de vida en las plantas, efectuando orificios en las espinas huecas de *A.cornígera*

donde realizan sus nidos, alimentándose de los nectarios que existen en la base de los tallos de las hojas (Fig. 1 a-d) y de los cuerpos de Belt que están en el extremo apical de las pínulas o foliolos de las hojas (Fig.1e y Fig. 2a).



Figura 1. En las espinas de *Acacia cornígera* se observa un orificio por donde entran y salen las hormigas, se observan además los nectarios ubicados en la base de las hojas y una ampliación de ellos, ambos se indican con una flecha **(a, b)**. Se observa una hormiga alimentándose de los nectarios **(c)**. En el interior de una espina se observa una larva y un adulto de hormiga nodriza **(d)**. Se indican con una flecha los órganos de Belt en el ápice de los meristemas apicales (Fotos obtenidas de una filmación efectuada por el autor el año 1992 en San José de Costa Rica) **(e)**.

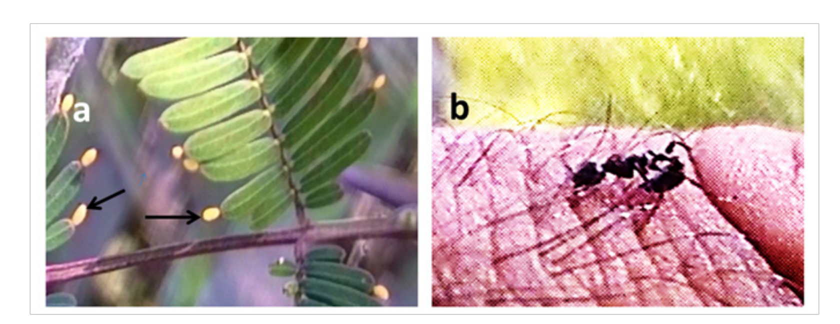


Figura 2. Se indican con flechas los órganos de Belt en la parte apical de las pínulas **(a)**. Se muestra un ejemplar de *Pseudomyrmex ferruginea* picando el dedo índice del autor de este artículo **(b)** (Fotos obtenidas de una filmación efectuada por el autor el año 1992 en San José de Costa Rica).

Estas estructuras son ricas en lípidos, azúcares y proteínas. A su vez las hormigas son muy agresivas y mediante un patrullaje constante, defienden a las plantas de los herbívoros para que estos no devoren su follaje propinando picaduras muy dolorosas a cualquier herbívoro que intente alimentarse de las plantas lo que incluye a grandes vertebrados (Fig. 2b). Janzen demostró experimentalmente esta estrecha relación mutualistica, eliminando a

las hormigas de algunas plantas, observando que al cabo de un tiempo fueron desfoliadas por los herbívoros. Las especies de acacias mirmecófilas, como es el caso de *A. cornifera* no contienen en su follaje químicos asociados a la defensa en plantas como lo son los glucósidos cianogénicos, por lo tanto son aceptables por los herbívoros (Heil *et al*. 2005).

Se ha estimado que el origen de la relación mermecófila se inició en el mioceno tardío (hace 20 millones de años) y en el plioceno medio (4 millones de años). Además, se ha postulado que el centro de diversificación fue Mesoamérica en un ambiente tropical húmedo, a ambos lados del Trópico de Cáncer (Janzen 1966; Rico-Arce 2007; Gómez-Acevedo *et al*. 2010). Esta prolongada relación ecológica es una consecuencia de la coevolución. Otro buen ejemplo que ilustra esta prolongada y persistente interacción coevolutiva está dada por el registro fósil (Stanley *et al*. 1983). Opler (1973) estudió especies fósiles de lepidópteros minadoras de hojas de robles de diferentes géneros y las comparó con especies vivientes equivalentes de lepidópteros y sus huéspedes actuales. Debido a que el cuerpo de las larvas de lepidópteros corresponde a estructuras blandas y no fosilizan, Opler analizó las mandíbulas fósiles que fosilizan mejor debido a que son altamente esclerosadas. Además, debido a que cada especie de lepidóptero tiene una conducta muy particular en minar las hojas, Opler utilizó también esa conducta de depredación de las hojas de las especies extinguidas de robles y las comparo con el modo de devorar las hojas con las actuales. Concluyendo que las especies de lepidópteros y sus plantas huéspedes han coevolucionado desde el mioceno hasta la actualidad, desde hace unos 20 millones de años.

Otro ejemplo de estrecha coevolución es aquella que se ha originado entre las especies de orquídeas y sus polinizadores (Dodson 1967). Un caso extremo ha sido descrito por Nieremberg (1972) donde poblaciones simpátricas compatibles de *Oncidium bahamense* y *Oncidium lucayanumen* en la isla Gran Bahama son reproductivamente aisladas porque *O. bahamense* atrae a los machos de la abeja *Centris versicolor* y son polinizadas por estos, en cambio *O. lucayanum* son polinizadas por las hembras de *C. versicolor*. Las flores de *O.bahamense* poseen figuras que imitan a los insectos enemigos de *C. versicolor* los que intentan ser expulsados por las abejas macho para defender su territorio. Mientras las flores de *O. lucayanumen* se asemejan a flores productoras de néctar de *Malpighia glabra* (Malpighiaceae), las que son atractivas para las abejas hembras de *C. versicolor*. Ambas especies simpátricas de Orquídeas son interfértiles cuando se polinizan en el laboratorio, pero híbridos naturales entre ambas especies no han sido reportados lo que demuestra que el aislamiento reproductivo se debe a las diferencias de preferencia en la polinización de machos y hembras de *C. versicolor*.

Hay innumerables ejemplos de coevolución entre dos o más organismos, pero las más drásticas se derivan de las interacciones entre huésped-parásito. La coevolución se ve altamente beneficiada cuando los organismos interactuantes son especialistas, ya que de este

modo aumenta la eficacia de los mecanismos de defensa de las especies interactuantes tendiéndose a la coadaptación genética entre ellos.

Se ha postulado que las defensas morfológicas de algunas plantas, tales como espinas y también algunas adaptaciones bioquímicas como lo son las toxinas que ellas poseen en sus estructuras, especialmente en los tallos y en las hojas se han originado durante la evolución como una respuesta a la herbívora (Levin 1976). Adaptaciones bioquímicas similares pueden surgir en los vertebrados. Por ejemplo, las poblaciones en la serpiente *Thamnophis sirtalis* endémica de México, USA y Canadá han desarrollado una resistencia a las toxinas de su presa, las salamandras del género *Taricha*. Como las salamandras, en respuesta a la depredación, producen toxinas más potentes, en las serpientes aumenta la resistencia a esas toxinas (Geffeney *et al*. 2002). Cuando una de las dos especies tiene una ventaja, la selección favorece a aquellos individuos que pueden igualar esa ventaja. La fuerza de la selección es geográficamente variable, dependiendo de una serie de factores ecológicos, incluyendo la disponibilidad de recursos y la estructura geográfica (Brodie *et al*. 2002). Este es un proceso llamado "teoría del mosaico geográfico de la evolución" (Thompson 1994).

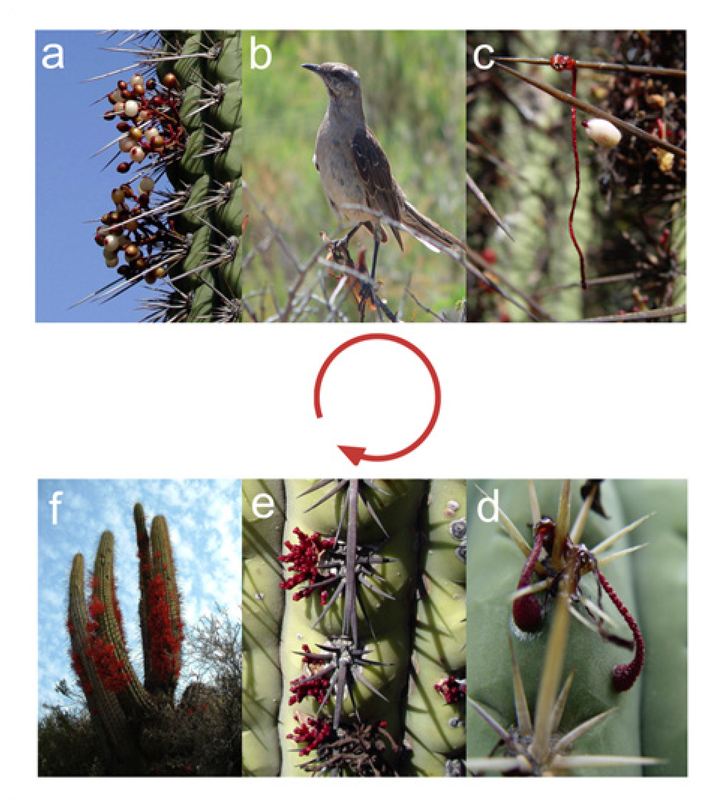


Figura 3. Se observan frutos de *Tristerix aphillus* **(a)** que son devorados por el ave *Mimus thenca* las que se posan en el ápice de los cactus **(b)** defecando luego en las espinas laterales del cactus. Luego de un tiempo, de los frutos emerge una radicula **(c)** que se pone en contacto con los tejidos del cactus penetrando a su interior **(d)** posteriormente aflora la parte aérea de la planta **(e)** y se completa un nuevo ciclo vital de la planta parásita **(f)** (La Figura 3 cuenta con la autorización del Dr. Rodrigo Medel *et al.* publicada en Evolution Education and Outreach).

Este modelo de coevolución en mosaico ha sido bien estudiado en Chile en la relación coevolutiva existen entre los cactus columnares, sus plantas parásitas y una especie de ave, las tencas, *Mimus thenca* que se posan en la parte superior de los cactus. Las largas espinas de cactus han sido seleccionadas como una defensa a la planta parásita *Tristerix aphyllus*. La planta parásita a su vez, en respuesta ha desarrollado una larga estructura radicular para poder alcanzar la cutícula del cactus y poder así crecer y reproducirse. Los frutos de *T. aphyllus* sirven de alimento al pájaro endémico de Chile. Después de comer los frutos, las tencas se posan sobre la parte superior del cactus y defecan las semillas las que se adhieren a las espinas laterales del cactus. Mientras más largas son las espinas, menor es la probabilidad que el parásito prospere en los cactus. Luego de algunos días, las semillas han alargado su radícula contactando con la epidermis del cactus formando una estructura (disco haustorial) y las células del parásito se ponen en contacto con el floema de la planta huésped permitiendo así el crecimiento de *Tristerix aphyllus*, aflorando luego de un tiempo la parte reproductiva del parásito a la superficie del cactus, repitiendo el ciclo (Fig. 3) (Medel *et al*. 2010).

Otro ejemplo clásico de coevolución es lo ocurrido en Australia entre los conejos europeos *Oryctolagus cuniculus* y el *Myxoma virus* (Best & Kerr 2000). En 1859, en Australia se importaron 24 parejas de conejos Europeos desde Inglaterra. Debido a la falta de controladores naturales y enfermedades, al cabo de treinta años había millones de conejos en Australia, especialmente en la Ciudad de Victoria donde se habían introducido inicialmente los conejos, causando serios daños en la agricultura. Con la finalidad de controlar las poblaciones de conejos, se introdujo a Australia un virus que en Brasil provocaba una enfermedad atenuada en los conejos *Sylvilagus brasiliensis*, pero en los conejos europeos producían una enfermedad letal, la mixomatosis. La naturaleza letal de la mixomatosis en los conejos europeos sugirió que el virus del mixoma se podría utilizar como un agente biológico de control de los conejos en Australia. Varios ensayos fueron llevado a cabo en la década de 1930, tanto en Australia y Europa utilizando la "cepa brasilera de laboratorio" o "SLS". Sin embargo, al comienzo, el virus no pudo ser establecido, porque en Australia no había insectos vectores suficientes para su dispersión. Sin embargo, en el verano de 1950–1951, el virus del mixoma se extendió explosivamente gracias a los mosquitos, vectores del virus, *Culex annulirostris* y también *Anopheles annulipes* (Kerr & Best 1998). El virus fue inicialmente altamente letal en los conejos de Australia, matando a más del 99% de los conejos infectados. De esta gran mortalidad resultó una rápida selección de las cepas menos virulentas del virus ya que las cepas más virulentas de los virus quedaron en los cadáveres de las cepas menos resistentes de los conejos, sobreviviendo los conejos que tenían una resistencia mayor al ataque de los virus. En relación al mecanismo de acción de los virus, se ha descrito que provocan un bloqueo del sistema inmune de los conejos. La replicación del virus se produce predominantemente en los linfocitos T provocando **apoptosis** o muerte de estas células en los ganglios linfáticos. La virulencia fue menor en los conejos silvestres que habían adquirido resistencia

que en aquellos ejemplares de laboratorio (Best *et al.* 2000), tendiéndose así a la coadaptación genética entre los virus y los conejos.

La coevolución de virus con sus huéspedes es más común a lo que se pensaba. Una de las grandes sorpresas la secuenciación del genoma humano indica que hay miles de retrovirus endógenos (**RVE**) (virus embebidos en el genoma del huésped) que pertenecen a 24 familias diferentes y que corresponde aproximadamente al 5% del genoma. Los humanos tienen versiones antiguas y otras adquiridas recientemente de esos virus que permiten distinguirlos de los primates más cercanos evolutivamente. Muchos mamíferos expresan sus correspondientes RVE en la placenta y también en los tejidos embrionarios, formando parte de una barrera placentaria inmunosupresora entre la madre y el feto previniendo el rechazo del feto por parte del sistema inmune materno. Esto ha resuelto un problema importante en los mamíferos placentados en relación a la viviparía (nacimiento de crías vivas). También podría desempeñar un papel en el origen de los sistemas inmunes adaptativos de animales (Venable *et al.* 1995; Villarreal 1997, 1999, 2003; Villarreal & Witzany 2010), lo que demuestra una relación simbiótica de los RVE y sus huéspedes. Situaciones similares de simbiosis se han descrito entre adenovirus endógenos (**AVE**) y en especies de dos familia de avispas parasíticas de larvas de lepidópteros: Braconidae e Ichneumonidae. El ADN del AVE está integrado en el genoma de la avispa parasitoide y es transmitido a su descendencia verticalmente como un provirus (Fleming & Sammers 1991). Los AVE son activados sólo en las células del cáliz del ovario de las avispas (Wyder *et al.* 2003) y cuando la hembra de la avispa implanta sus huevos en el interior de la oruga, el AVE es liberado en el interior del cuerpo de la larva huésped cumpliendo el rol de una nodriza ya que rodean a los huevos y a las larvas bloqueando las respuestas anti parasíticas del huésped (Villareal 2001). Estos ejemplos indican que no todos los virus son patogénicos, presentando relaciones simbióticas producto de coevolución, remodelando el genoma de sus huéspedes (Villareal 2001, 2003). La secuenciación nucleotídica de los AVE han revelado una organización compleja pareciéndose más a regiones genómicas de eucariontes que al genoma vírico (Espagne *et al.* 2004). Los RVE y los AVE se han adquirido por transferencias horizontales y han coevolucionado con el genoma de sus huéspedes. Los genes de esos virus, con roles tan específicos pueden ser considerados como propios del genoma del huésped tal como son considerados los genomas de los cloroplastos y las mitocondrias en los eucariontes. En conclusión, la coevolución es un proceso generalizado que conduce a la coespeciación conjunta de las especies interactuantes explicando la enorme biodiversidad en los ecosistemas.

Conclusiones

La coevolución es un proceso que posee etapas y requiere de un largo periodo de tiempo para que pueda ocurrir. Por ejemplo, muchas de las interacciones coevolutivas estrechas

que ocurren entre insectos y plantas y, que en este artículo se han descrito, comenzaron a fines el Cretácico, último periodo de la era Mesozoica, hace unos 60.000–65.000 años con el surgimiento de la plantas con flores o Angiospermas. De manera laxa podemos decir entonces que los insectos han coevolucionado con las Angiospermas. Sin embargo, para poder abordar más científicamente el estudio de la Coevolución debemos distinguir cuales son los requisitos y etapas más importantes de este proceso. Para ello, lo primero que debemos tener presente es que la coevolución, en una primera etapa, el proceso se inicia cuando se establecen relaciones ecológicas estrechas entre a lo menos dos de las especies que interactúan, siendo esta un requisito muy importante. Otro requisito, que correspondería a una segunda etapa, es que operen presiones recíprocas de selección entre las especies interactuantes, de tal manera que, como producto de estas interacciones ocurran cambios en la estructura genética en las especies que interactúan (tercera etapa). Como requisito para la cuarta etapa, como producto de esos cambios genéticos, debe ocurrir una coadaptación genética entre los taxones que interactúan surgiendo relaciones evolutivas de mutua dependencia. Finalmente, como producto de esa coadaptación pueden originarse nuevas especies (coespeciación), para ello la interacción debe ocurrir en un largo periodo de tiempo, esto se ha comprobado en los registros fósiles (Opler 1973). Si consideramos que los virus son vectores naturales que, mediante transferencias genéticas horizontales, pueden transportar genes de un organismo a otro e incorporarlos en el genoma de huésped (virus endógenos), entonces la coevolución es un proceso coevolutivo más generalizado al que se pensaba. Haciendo una analogía, no sólo las plantas han coevolucinado con sus polinizadores, sino también los virus con sus huéspedes. Probablemente, en el mundo inicial del ARN que antecedió al origen de la vida los virus ARN fueron los pioneros y han contribuido , como vectores naturales en el proceso de diversificación de las formas vivientes y se han constituído en un cuarto dominio en las manifestaciones vitales junto a los Archea, Bacterias y Eukaria (Frías 2012) (Fig.4).

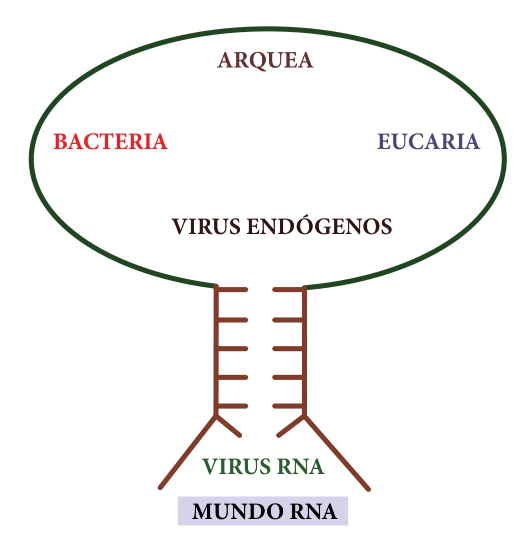


Figura 4. El árbol de la vida según Frías-Lasserre 2012, in abstract of I. J. M. Sc., con la autorización del autor.

Agradecimientos

El autor agradece a Marco Méndez y José Navarro por invitarme a escribir este capítulo que me obligó a releer artículos antiguos pero siempre vigentes que leí durante mi estadía en la Universidad de Sao Paulo donde efectué mi Tesis de Doctorado entre 1979–1980. A Rodrigo Medel por la autorización de incorporar en este articulo la Figura 3 publicada en Evolution Education and Outreach 3:26–31 (DOI 10.1007/s12052-009-0191-7). Al Proyecto de Extensión y Vinculación con el Medio, UMCE, Código B-14-1, 2014.

Glosario

Adenovirus: Virus cuyo material genético es ADN.

Aislamiento reproductivo: Interrupción del flujo genético entre poblaciones de especies diferentes.

Biodiversidad: Describe la enorme variedad de los animales y plantas de nuestro planeta, en cuanto a número, variabilidad y aquellos ya extintos así como los lugares en los que se han encontrado, en resumen describe la vida en la tierra.

Coadaptación genética: Proceso de adaptación conjunta con cambios en la estructura genética en los organismos que coevolucionan.

Coespeciación: Proceso de especiación que se produce como producto de la coevolución.

Coevolución: Evolución conjunta de dos o más taxa que tienen estrechas relaciones ecológicas pero no intercambian genes y entre los cuales operan presiones recíprocas de selección, de tal manera la evolución de un taxón depende parcialmente de la evolución del otro.

Deriva genética: Cambios al azar en la estructura genética de las poblaciones. Se produce generalmente en poblaciones pequeñas.

Edición de RNAs: Son mutaciones en los RNA recién transcritos que fueron descritas y acuñadas como tales en las mitocondrias de *Trypanosoma brucei*, se refiere a inserciones o deleciones de Uridina. Ocurren no sólo en los mRNA sino también en los tRNA, rRNA y ncRNAs. Se han descrito en eucariontes pero no en procariontes. En los mamíferos se ha detectado otro tipo de ediciones de RNA consistentes en cambios de citosina por uridina y en los humanos adeninosina por inosina.

Empalme de exones: Se refiere a la eliminación de los intrones de un transcrito primario de ARN y la unión posterior (corte y empalme) de los exones para la producción de una molécula de ARN maduro. Dentro de un gen pueden existir diferentes posibilidades de corte y empalme (splicing alternativo, barajamiento de exones) lo que implica que un mismo gen produzca proteínas diferentes.

Epimutaciones: Mutaciones que no ocurren en los pares de bases el ADN sino que ocurren en los ARNs y pueden ser heredables.

Ecosistemas: Conjunto de organismos vivos que se relacionan entre sí y con el medio abiótico donde viven.

Mutualismo: Es una interacción ecológica, entre pares de especies diferentes, en donde ambas se benefician y dependen de esa relación para su sobrevivencia, es decir la interacción es obligatoria (mutualismo obligatorio). Esta relación puede ser facultativa, es decir las especies pueden vivir independientemente (mutualismo facultativo).

Parasitismo: Es un tipo de interacción ecológica en la cual una de las especies obtiene un beneficio al vivir a expensas de otra especie que es perjudicada.

Amensalismo: Interacción ecológica que se origina cuando una especie se ve perjudicada y la otra no experimenta ninguna alteración.

Comensalismo: Es una relación ecológica en la cual una especie se beneficia de otra sin causarle perjuicio ni beneficio alguno.

Competencia: Es un tipo de interacción ecológica en la cual ambas especies se perjudican.

Depredación: Interacción ecológica donde una especie para sobrevivir, (el depredador) caza y se alimenta de otra especie (presa) que es perjudicada.

Protocoperación: Es una interacción ecológica en la cual dos organismos se benefician mutuamente, sin embargo esta interacción no es esencial para la vida de ambos, ya que pueden vivir de forma separada.

Presiones recíprocas de selección: Factores evolutivos recíprocos que se producen entre las especies que coevolucionan y que inciden en la reproducción de las especies que están interactuando.

Recombinaciones genéticas: Proceso de intercambio genético entre los cromosomas de ambos progenitores que ocurre durante el crossing-over en el paquiteno de la profase I de la meoisis.

Reordenamientos cromosómicos: Cambios en la estructura de los cromosomas producto de deleciones, duplicaciones, inversiones y translocaciones.

Retrovirus: Virus cuyo material genético es ARN.

Selección natural: Fuerza evolutiva que ejerce sistemáticamente el ambiente biótico y abiótico sobre las poblaciones de organismos vivos y que altera su estructura genética, su reproducción, adecuación y sobrevivencia.

Simbiosis: Es un tipo particular de mutualismo obligatorio donde las especies que interactúan están en una íntima asociación, ambas especies dependen estrictamente de la otra.

Taxón: Grupo de organismos emparentados que constituyen una unidad sistemática que designa a un nivel jerárquico en la clasificación Linneana de los organismos relacionados, como una especie, un género, una familia, un orden y una clase.

Transferencias horizontales de genes: Integración de genes foráneos al genoma de un organismo receptor (huésped) mediadas por vectores naturales (virus y bacterias).Si estos genes llegan a las células germinales, pueden transmitirse verticalmente a la descendencia.

Virus endógenos: Virus que están embebidos o integrados en el genoma de un organismo huésped.

Bibliografía

Best S.M., V. Collins & P.J. Kerr. 2000. Coevolution of host and virus: cellular localization of virus in mixoma virus infection of resistant and susceptible European rabbits. *Virology* 277: 76–91.

Best S.M. & P.J. Kerr. 2000. Coevolution of host and virus: the pathogenesis of virulent and attenuated strains of mixoma virus in resistant and susceptible European rabbits. *Virology* 267: 36–48.

Dodson C.H. 1967. Relationships between pollinators and orchids flowers. *Atlas do Simposio sobre a Biota Amazonica* 5: 1–72.

Ehrlich P.R. & P.H. Raven. 1964. Butterflies and plants:a study in Coevolution. *Evolution* 18: 586–608.

Espagne E., C. Dupuy, E. Huguet, L. Cattolico, B. Provost, N. Martins, M. Poirié, G. Periquet & J.M. Drezen. 2004. Genome Sequence of a Polydnavirus: Insights into Symbiotic Virus Evolution. *Science* 306: 286–289.

Feeny P. 1973. Biochemical coevolution between plants and their insects hervivores. In: *Coevolution of animals and plants*. Lawrence E. Gilbert & Peter H. Raven (Eds). University of Texas , Austin and London. 246 pp.

Fleming J.G. & M.D. Summers. 1991. Polydnavirus DNA is integrated in the DNA of its parasitoid wasp host. *Proceedings of National Academy of Sciences* 88: 9770–9774.

Frías-Lasserre D. 2012. Non Coding RNAs and Viruses in the Framework of the Phylogeny of the Genes, Epigenesis and Heredity. *International Journal of Molecular Sciences* 13: 477–490

Geffeney S., E.D. Brodie Jr. , P.C. Ruben & E.D. Brodie. 2002. Mechanisms of adaptation in a predator-prey arms race: TTX-resistant sodium channels. *Science* 297: 1336–9.

Gilbert L.E. 1971. Butterfly-Plant Coevolution: Has *Passiflora adenopoda* won the selectional race with Heliconiine butterflies? *Science* 172: 585–586

Gilbert L.E. & P.H. Raven. 1973. *Coevolution of animals and plants.* University of Texas , Austin and London. 246 pp.

Gomez-Acevedo S., L.D. Rico-Arce, A. Salinas, S. Magallón & L.E. Eguiarte. 2010. Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomermex*: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogeny & Evolution* 56: 393–408.

Heil M., J. Rattke & W. Boland. 2005. Post secretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. *Science* 308: 560–563.

Janzen D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and Acacias in Central America. *Evolution* 20: 249–275.

Janzen D.H. 1967. Interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornígera* L.) with an ant inhabitant (*Pseu-*

domyrmex ferruginea F. Smith) in Eastern Mexico. ***The University of Kansas Sciences Bulletin*** 67: 315–558.

Kerr P.J. & S.M. Best. 1998. *Myxoma* virus in rabbits. Revue scientifique et technique. *Office International of Epizootics* 17(1): 256–268.

Levin D.A. 1976. The chemical defenses of plants to pathogens and hervivores. *Annual Review Ecology & Systematic* 7: 121–159.

Medel R., M.A. Méndez, C.G. Ossa & C. Botto-Mahan. 2010. Arms Race Coevolution: The Local and Geographical Structure of a Host–Parasite Interaction. *Evolution Education and Outreach* 3: 26–31.

Montenegro G., M. Jordan & M.E. Aljaro. 1980. Interaction between Chilean Matorral Shrubs and Phytophagous insects. *Oecología* 45: 346–349.

Nieremberg L. 1972. The mechanism for the maintenance of species integrity in sympatrically occurring equitant *Oncidiumsin* the Carribean. *American Orchid Society Bulletin* 41: 873–882.

Opler P.A. 1973. Fossil lepidopterous leaf mines demonstrate the age of some insect-plant relationships. *Science* 179: 1321–1322.

Rico-Arce M. 2007. A checklist and synopsis of American Species of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). Conabio, Mexico, 207 pp.

Thompson J.N. 1994. *The Coevolutionary Process.* Chicago: University of Chicago Press.

Stanley S.M., B. van Valkenburgh & R.S. Steneck. 1983. Coevolution and the fossil record. En: *Coevolution.* Douglas J. Futuyama & Montgomery Slatkin (eds). Sinauer Associates Inc. Publisher, Sunderland, Massachusetts 555 pp.

Venables P.J., S.M. Brookes, D. Griffiths, R.A. Weiss & M.T. Boyd. 1995. Abundance of an endogenous retroviral envelope protein in placental trophoblasts suggests a biological function. *Virology* 211: 589–592.

Vermeij G.J. 1983. Intimate associations and coevolution in the sea. En: *Coevolution.* Douglas J. Futuyama & Montgomery Slatkin (eds). Sinauer Associates Inc. Publisher, Sunderland, Massachusetts 555 pp.

Villarreal L.P. & G. Witzany. 2010. Viruses are essential agents within the roots and stem of the tree of life. *Journal of Theoretical Biology* 262: 698–710.

Villarreal L.P. 1997. On viruses, sex, and motherhood. *Journal of Virology* 71: 859–865.

Villarreal L.P. 1999. DNA virus contribution to host evolution. En: *Origin and Evolution of viruses*. Domingo E, R Webster & J Holland (eds). Academic Press, New York.

Villarreal L.P. 2001. Persisting viruses could play role in driving host evolution. *American Society Advances of Sciences News* 67(10): 501–507.

Villarreal L.P. 2003. Can viruses make us human? *American Philosophical Society* 148(3): 296–323.

Wyders S., F. Blank & B. Lanzrein. 2003. Fate of polydnavirus DNA of the egg–larval parasitoid *Chelonusinanitus* in the host *Spodoptera littoralis*. *Journal of Insect Physiology* 49: 491–500.

Capítulo 9

Evolución humana

Ángel E. Spotorno
Facultad de Medicina Norte, ICBM, Programa de Genética Humana, Universidad de Chile

Palabras Claves: *Homo sapiens*, Hominidae (homínidos), Hominini (homíninos), Plioceno, Pleistoceno, fila de molares (convergente, paralela), hominización, linaje, ontogenia, neotenia, heterocronía, SRGAP2, transmisión vertical, transmisión horizontal, meme, lenguaje, FOXP2.

Introducción

La especie humana, *Homo sapiens* Linneo 1786, es un Primate bípedo de reciente aparición sobre la faz del planeta. Para apreciar la dimensión biológica de nuestra especie y los procesos evolutivos que la originaron, consideraremos primero su lugar dentro de la clasificación biológica, y especialmente el registro fósil de nuestro linaje en los distintos ambientes del pasado. Analizaremos también la relación entre las estructuras que aparecen y las funciones que emergen a partir de características principales, en especial las que evolucionaron como mecanismos que permitieron la adaptación a esos nuevos ambientes. Frecuentemente, iremos nombrando cada teoría evolutiva aplicada en sus distintas versiones (Spotorno 2014, ver Fig. 1 en capítulo 4 de este libro, Navarro 2014). Finalmente, examinaremos las bases biológicas de un rasgo humano también único, el lenguaje, su aparición y desarrollo durante los procesos de evolución biológica y cultural hasta nuestros días.

Desarrollo

Clasificación inicial y actual

El conocimiento científico sobre la evolución de nuestra especie ha experimentado grandes cambios en los últimos 100 años. Como veremos, las hipótesis iniciales han sido modificadas al irse descubriendo nuevos fósiles, los que aportaron nuevos hechos que obligaron a cambiar esa clasificación inicial. Este dinamismo de las ciencias, aunque incómodo para nuestra mente lineal adicta a certezas tajantes, nos obliga constantemente a recordar la naturaleza tentativa, cambiante y progresiva del conocimiento científico.

Nuestra especie fue clasificada por Linneo dentro de la familia Hominidae, muy separada de la familia Pongidae, que agrupaba a los chimpancés (género *Pan*), gorilas (*Gorilla*) y orangután (*Pongo*). Esta clasificación inicial estaba basada principalmente en las grandes diferencias que muestran los cráneos de las especies vivientes, como se aprecia en la parte superior de la Fig. 1: el gran tamaño de nuestro cerebro (pequeño en todos los póngidos), nuestro rostro corto (alargado en los otros), y el aspecto convergente de nuestra fila de molares (que es paralela en los póngidos). La hipótesis de que los humanos estaban drásticamente separados de los póngidos, recogía la difundida idea de que nuestro gran cerebro y el desarrollo de una cultura compleja eran rasgos extraordinarios, que nos separaban incluso del mundo natural. Esa clasificación predominó durante casi dos siglos, y todavía se la usa en muchos textos. Nótese que en la época de Linneo no se conocía ningún fósil de ninguna de estas dos familias, y que tampoco se conocía la teoría moderna de la evolución.

Las dos teorías de Darwin (versión 1.0) introdujeron un sólido marco conceptual para interpretar las clasificaciones biológicas. Según su teoría de descendencia con modificación, las clasificaciones son constructos basados en la afinidad filogenética, que es expresión de las continuidades genéticas heredadas desde algún ancestro común (caracteres homólogos) (ver detalles en Spotorno 2014). Así, una serie sucesiva de especies fósiles del mismo lugar, y que mantienen ciertos caracteres homólogos (Darwin denominó a esta persistencia la "ley de unidad del tipo"), a pesar de leves modificaciones, pueden ser interpretadas como descendientes unas de otras (su "ley de sucesión", basada en "el fuerte principio de la herencia, de que lo semejante produce lo semejante"). Esas modificaciones pueden ser interpretadas según la ley de la selección natural, de que "las actividades vitales determinan cuáles rasgos son favorables, por medio del éxito y selección de aquellos individuos que los presentan".

Presentamos los principales fósiles homínidos conocidos hasta ahora. Los interpretaremos a la luz de las teorías evolutivas originales de Darwin, a las que llamamos versión 1.0. Podremos apreciar así que el concepto linneano de familia Hominidae deberá extenderse

para incluir a otras especies fósiles que tienen algunos de los caracteres previamente considerados exclusivos de *Homo sapiens*, y que, a medida que son más antiguos y primitivos, son cada vez más similares a los Pongidae.

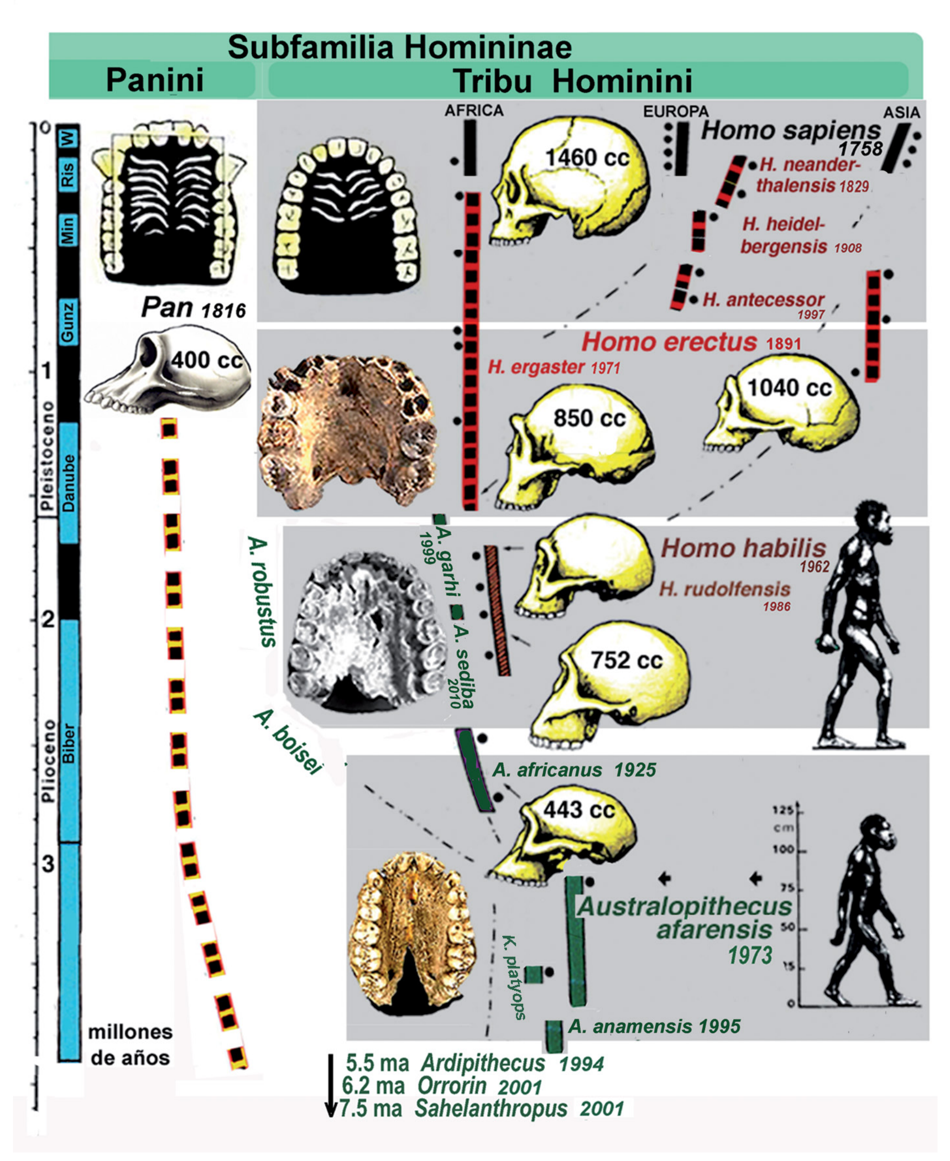


Figura 1. Homínidos actuales y principales especies fósiles conocidas (en letras más grandes). Capacidad craneana en cc. Junto al nombre del género o especie aparece el año de publicación del nombre científico. Escala en millones de años atrás (izquierda), con interglaciaciones europeas marcadas en negro (mod. de Spotorno 1993).

El aporte de los fósiles

El descubrimiento del hombre de Neandertal en 1829 no alteró la clasificación inicial del único miembro de la familia Hominidae. En efecto, casi todos sus rasgos eran humanos, excepto el engrosamiento de los arcos superciliares (a.s.) y la leve proyección del rostro hacia adelante, bastante similares a los de los póngidos (Fig. 1). Muchos prefirieron considerarlo

simplemente como perteneciente a un humano anómalo.

Sin embargo, en 1891, el médico holandés E. Dubois encontró en Java un fósil casi humano en todos sus rasgos, excepto que el cerebro tenía 1040 cc, el rostro no era tan corto (esquema a la derecha de Fig. 1), y tenía también arcos superciliares engrosados. Estaba asociado a un fémur casi humano; por tanto, indicaba una postura bípeda, como la humana. Propuso llamarlo *Pithecantropus erectus*, pero hoy se la incluye en el género humano, y que conocemos como *Homo erectus*. En Asia y Africa se han descubierto decenas de individuos fósiles que comparten todos estos rasgos, incluyendo postura bípeda y herramientas asociadas, incluso maderas y huesos semicarbonizados. Pertenecieron a esta especie que vivió en el período más reciente, el Cuaternario, en su época más antigua, el Pleistoceno (escala a la izquierda de la Fig. 1), hace 1 millón de años. Algunos la distinguen de una especie hermana descubierta en Africa en 1971, *Homo ergaster*. A pesar de lo anterior, el tamaño del cerebro de estos "hombres del fuego" se consideró que todavía estaba lejos de los 400 cc del encéfalo del chimpancé.

Pero el descubrimiento de otro fósil, el niño de Taung en Sudáfrica, descrito en 1925 por el Dr. R. Dart, hizo tambalear la idea de una separación drástica entre humanos y chimpancé. En efecto, el cráneo de este fósil tiene tan sólo 443 cc, y el rostro es todavía más extendido hacia adelante, casi como el de chimpancé (ver Fig. 1 abajo). "La importancia del espécimen radica en que pertenece a una raza extinta de monos, intermedia entre los antropomorfos vivientes y el hombre", escribe Dart al denominarlo *Australopithecus africanus*. Por sus molares y muy especialmente por su postura bípeda tan humana, debe pertenecer al mismo linaje humano, pero a un género distinto primitivo, y de una época todavía más antigua, el Plioceno. Actualmente se conocen más de 9 especies de este género, las que vivieron en Africa hace unos 2 o 3 millones de años. Incluye a la famosa "Lucy", *Australopithecus afarensis*, junto a *A. boisei* y *A. robustus*, que algunos prefieren agrupar en otro género, *Paranthropus*. En síntesis, parece configurarse una sucesión de especies en el tiempo, un caso más de la ley de sucesión formulada por Darwin.

Esta sucesión de especies evolucionando gradualmente desde ancestros no humanos, y que van incorporando en el tiempo los rasgos propios de la especie humana, fue completada con el descubrimiento de *Homo habilis* en 1972. Los ingleses Leakey lo describen en Africa con las humanas características de molares convergentes y postura bípeda, pero con un cráneo intermedio de 752 cc, mayor que el de *Australopithecus*, pero menor al de *Homo erectus*. Su datación es también intermedia, unos 2 millones de años (Fig. 1). Por lo tanto, el origen del linaje humano debe haber ocurrido en Africa, a partir de una especie ancestral tipo *Homo erectus* (presente también en Africa), que a su vez se originó a partir de un ancestro tipo *Homo habilis*, y que a su vez evolucionó a partir de algún *Australopithecus*, hace

unos 3 millones de años (ambos exclusivamente africanos). Como puede observarse en la Fig.1, los aumentos en la capacidad craneana y los acortamientos del rostro son sucesivos y graduales; esto concuerda con otro de los principios auxiliares postulados por Darwin, el principio de gradualidad (Spotorno 2012). Paralelamente, se puede observar que ha ocurrido un paulatino aumento en el tamaño total del cuerpo, así como la reducción relativa del tamaño de los brazos y el alargamiento de las piernas.

Aunque el último ancestro común chimpancé/humano todavía no se conoce con precisión, los recientes descubrimientos de otros fósiles del linaje humano aún más antiguos y cada vez más similares a chimpancé, ha permitido postular que ese ancestro común debe estar muy cercano al fósil más antiguo conocido de este grupo. Los géneros *Ardipithecus*, *Orrorin* y *Sahelanthropus* descubiertos recientemente en Africa central (Fig. 1), permiten inferir entonces que tal ancestro debe haber existido hace unos 8 millones de años, cifra bastante menor que la estimada previamente en unos 25 millones de años.

Datos genéticos y genómicos

Los estudios genéticos del siglo XX confirmaron la cercanía filogenética del linaje humano con el del chimpancé. A modo de ejemplo (los tres primeros mostrados en detalle en Spotorno 2014), los siguientes son algunos de los innumerables rasgos genéticos compartidos por ambas especies, es decir, que efectivamente son homólogos heredados de algún ancestro común lejano (versiones 2.0, 4.0 y 6.0).

i. Veinticuatro de los 46 cromosomas bandeados G, incluyendo el cromosoma X.

ii. El alelo del gen de no persistencia de lactasa en adultos, que es predominante en humanos.

iii. 273 de las 300 bases nucleotídicas en el gen mitocondrial ND4

iv. El 95% del genoma nuclear total de casi 3.000 millones de bases nucleotídicas

Por lo tanto, el género *Pan* está filogenéticamente muy cercano a *Homo*, y debería ser incluido en la antigua familia Hominidae. Este concepto fue elaborado por Gray en 1825, y por lo tanto, hoy generalmente se incluye al género *Pan* dentro de Hominidae, e incluso dentro de una tribu (Panini, los paninos) muy relacionada con los homininos. La otra Tribu de la subfamilia Homininae es Gorillini, ambas incluidas en la subfamilia Homininae. En cualquier caso, tanto los fósiles (versión 1.0) como las estimaciones a partir del reloj molecular (versión 4.0) permiten estimar que *Homo sapiens* es una especie que sólo se originó hace unos 200 mil años atrás, en África naturalmente, porque allí viven todavía sus especies filogenéticamente más cercanas.

Análisis morfo-fisiológicos de rasgos humanos

Las funciones de los rasgos de hominización en las especies del linaje humano recién descritos, deben ser analizados en el contexto de los cambios ecológicos ocurridos en Africa Central, desde el Mioceno hasta nuestros días. De esta manera, podremos entender no sólo la historia adaptativa de nuestro linaje, sino también el significado que esos rasgos tienen en nuestras propias vidas.

El evento geológico principal que modificó los bosques húmedos que existían en África central comenzó hace unos 30 millones de años, con la paulatina formación del valle del Rift y cordilleras asociadas. Previamente, allí vivían los ancestros de los homininos actuales. La nueva cordillera interrumpió los vientos húmedos del océano, reduciendo esos bosques a los sectores del Oeste. Aquí todavía persisten hoy los descendientes de las especies homininas cuadrúpedas que, con sus nichos herbívoros/granívoros, cuentan todavía con los recursos estables de bosques permanentes y predecibles. Esta constituye la primera etapa en la evolución de los homínidos (Tabla 1):

Tabla 1. Etapas en la evolución de los homínidos, según características del hábitat predominante y el nicho principal, con sus innovaciones y efectos adaptativos. (modificada de Mayr 2001).

Etapa Hábitat (nicho) Ejemplo	**Innovaciones**	**Efecto adaptativo**
Bosque lluvioso (tropical estable, herbívoro/granívoro) ***Pan***		
Pradera arbórea (impredecible, recolector) ***Australopithecus***	Bipedismo inicial; trote bípedo; dieta omnívora.	Liberación de manos; ampliación de ámbito de hogar y de nicho.
Pradera matorral (variable, impredecible, recolector/cazador) ***Homo***	Bipedismo completo; sin pelos; sudor acuoso (glándulas eccrinas). **Neotenia**. Niñez, adolescencia Aumento del tamaño cerebral, Fabricación de herramientas **Lenguaje**. Caza colectiva.	Termo-regulación; carrera larga sostenida *Ampliaciones de nicho* Vida social. Intencionalidad. Evolución cultural.

Por otra parte, las tierras al Este de África comenzaron a tener climas progresivamente más secos, dando origen a praderas arbóreas que crecen y fructifican con lluvias estacionales, que son variables de año en año. Los alimentos se volvieron escasos en las estaciones secas,

favoreciendo los rasgos que permitieron ampliaciones del ámbito de hogar (territorios de recolección más amplios) y del nicho (diversificación de la dieta). Esto explicaría la selección y fijación de la nueva postura bípeda en *Australopithecus* por ejemplo, con piernas alargadas y un trote terrestre más eficiente. Se liberaron entonces los brazos de su función locomotora principal. La recolección de hojas y frutos fue ampliada a insectos, larvas, y huevos, con una dieta más variada y especialmente omnívora, la que reduce también la superficie relativa del intestino. Esta es la segunda etapa en la evolución del linaje humano (Tabla 1).

La tercera etapa se produjo cuando el clima se hizo progresivamente más seco y estacional. Hace unos 2 millones de años, aparecieron extensos matorrales y sabanas, donde los alimentos eran aún más escasos, variables e impredecibles. Esto seleccionó una nueva ampliación del ámbito de hogar y del nicho, favoreciendo el bipedismo completo y la novedosa carrera larga y sostenida del *Homo* cazador (una maratón de 42 km no la realiza casi ningún mamífero). Pero este beneficioso rasgo adaptativo produce una gran cantidad de calor, el que requiere ser disipado rápidamente para impedir alzas de la temperatura corporal, intolerables para nuestro delicado cerebro. Se explicaría así la ventaja de una más eficiente termo-regulación, la que introduce otras innovaciones, como el abundante sudor acuoso y la pérdida del aislante pelaje en la mayor parte del cuerpo humano (el origen del "mono desnudo").

En general, podemos apreciar que nuestra especie, como toda especie biológica, ha introducido beneficiosas innovaciones evolutivas. Pero también hay costos maladaptativos inherentes a cualquier innovación, los que deben ser compensados por evolución de otros rasgos adicionales. Parece que esta cascada de efectos, tipo "bola de nieve", ha sido especialmente notoria en el caso de nuestra especie. También podemos adelantar que otra característica de nuestra especie ha sido ampliar nuestro nicho, las maneras nuevas de interactuar con el ambiente. Somos entonces los mayores inventores de nuevos nichos, lo que nos ha permitido conquistar todos los ambientes de nuestro planeta.

Evolución del ciclo de vida humano

La evolución de la ontogenia humana se comprende mejor cuando se la compara con la del chimpancé (Fig. 2), esta última muy similar a las del gorila y orangután (ver detalles en Spotorno 1991). En efecto, muchos eventos que ocurren en el crecimiento de cada individuo en ambas especies aparecen en similares secuencias de tiempo, indicando un ancestro común: primero dientes de leche, emergencia de los dientes definitivos después, menarquia, fin del crecimiento corporal, adultez, y finalmente senescencia. Sin embargo, también pueden observarse notables diferencias entre los tiempos reales de ambas ontogenias.

Primero, la ontogenia humana requiere muchos años más en términos absolutos: apa-

recen los mismos eventos principales primitivos, pero extendidos en el tiempo. Algunos efectos de este retraso general en humanos pueden apreciarse cuando se comparan los cráneos de sus fetos y adultos. Por una parte, el cráneo fetal de chimpancé es muy similar al cráneo fetal humano (Fig. 2 a y d, izquierda), un caso particular de la ley de von Baer: las características generales de un gran grupo de animales (cráneos fetales de chimpancé y humanos) aparecen más temprano en el desarrollo que las características especializadas de un grupo más pequeño (el cráneo adulto diferenciado).

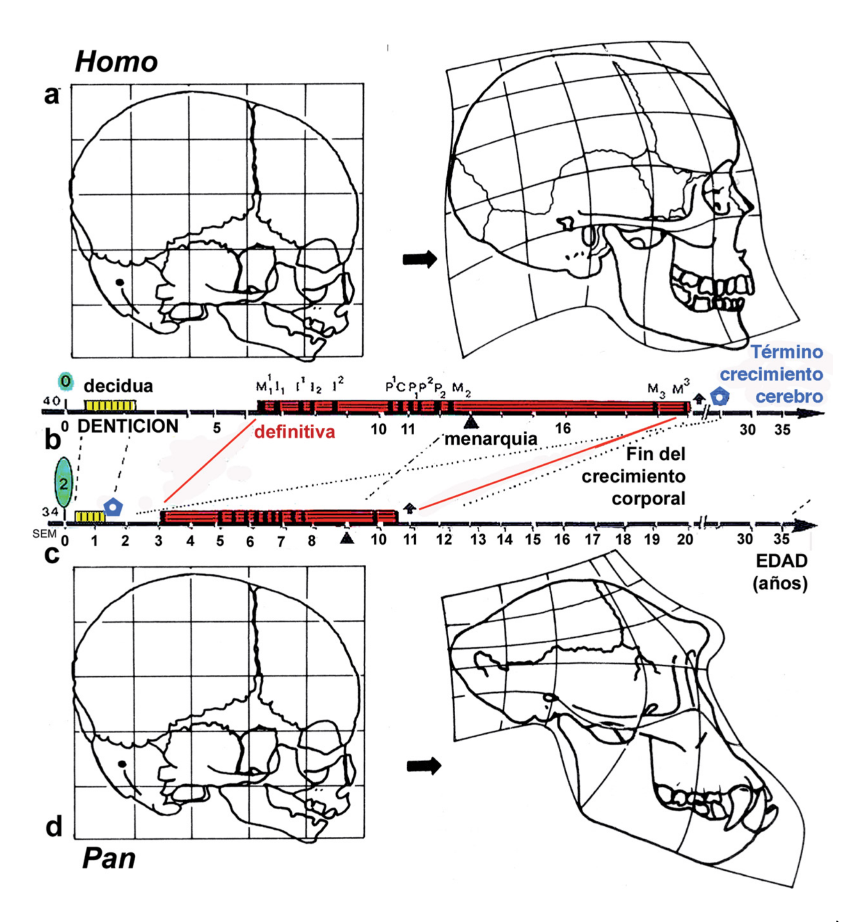


Figura 2. Ontogenia comparada de humanos y chimpancés. Extremo superior: **a)** cráneo humano fetal y adulto. Extremo inferior: **d)** cráneo chimpancé fetal y adulto. Al centro, eventos en historias de vida: **b)** ontogenia humana, **c)** ontogenia chimpancé. Líneas unen eventos homólogos (mod. de Spotorno 1993 y 2014).

Es evidente que el cráneo de chimpancé adulto es muy diferente al fetal de chimpancé (Fig. 2 d). Pero al comparar el cráneo humano adulto con respecto al fetal que lo genera directamente (Fig. 2 a), su grado de diferenciación es evidentemente menor que la gran diferenciación en los del chimpancé. Es como si la ontogenia humana se alargara tanto (vea la pendiente de las líneas oblicuas que unen eventos homólogos entre la Fig. 2 b y la 2c), que la diferenciación de su cráneo no alcanza a llegar a término, al menos no como en la diferenciación del de chimpancé. Por lo tanto, el aspecto general del cráneo humano adulto

presenta rasgos juveniles. Esta es la llamada "hipótesis de la fetalización", que explica los rasgos juveniles del adulto humano. Por ejemplo, nuestro rostro se observa como recortado, como el del feto chimpancé (en contraste con el del adulto chimpancé), y la bóveda craneana permanece alta, como en el cráneo fetal de chimpancé. Estos eventos ocurriendo a distintos tiempos (heterocronía) se denomina neotenia (la persistencia de rasgos juveniles en el adulto, véase Spotorno 1991).

También puede observarse otra diferencia heterocrónica en la Fig. 2b. El término del crecimiento del cerebro, que en chimpancé ocurre poco después del año de vida, persiste hasta casi los 23 años de vida en humanos. Este rasgo neoténico humano es excepcional y se agrega al retraso generalizado de toda la ontogenia humana (véase la muy pronunciada inclinación de la línea punteada entre b y c de la Fig. 2). Con bastante certeza se requiere aquí un cambio genético mayor, como veremos ahora.

Heterocronia molecular del cerebro

El notable desarrollo del cerebro humano constituye una innovación importante en la evolución de nuestra especie. Los mecanismos causales de este proceso comienzan a comprenderse gracias a los datos de la Genómica comparada, comenzando por un gen especial, SRGAP2 (versión 6.0). Estos datos y su interpretación más general pueden ser resumidos en una Tabla de 4 Areas (Fig. 3). Esta forma de desplegar datos permite cubrir y cruzar eventualmente muchos de los posibles factores causales que explican la biología de cualquier rasgo biológico (Spotorno 2012), en este caso, del novedoso cerebro humano.

El gen SRGAP2 está ubicado en el cromosoma 1 de la especie humana, y por hibridización con la sonda apropiada se observa duplicado dos veces en este cromosoma, en contraste con la copia única A en gorila y chimpancé (ver resultados con sonda SRGAP2 en Fig. 3a, Mecanismo). La proteína A codificada por SRGAP2 controla la formación y migración de neuronas y de sus espinas dendríticas, también en el cerebro humano, con la extraña diferencia que aquí éstas son más abundantes y alargadas (Fig. 3a). Las espinas dendríticas constituyen la expresión celular de la conectividad neuronal de la corteza cerebral (Fig. 3b, Ontogenia), y que en humanos alcanzan su mayor número a la edad de 5 años. Es sugerente que estas espinas son también modificadas cuando ocurren aprendizajes (Fig. 3b, Ontogenia), especialmente los de naturaleza social, tan prolongados y característicos en los humanos.

El análisis filogenético de las secuencias del gen SRGAP2 en sus distintas versiones (datos del reloj molecular en Fig. 3c), permite inferir que la primera duplicación habría ocurrido hace unos 3,4 millones de años (o sea, en *Australopithecus*). La segunda ocurrió hace 2,4 millones de años (con *Homo habilis*, junto con el primer aumento del cerebro, ver Fig. 1). Estos datos del mecanismo próximo de duplicación génica sugieren un probable rol

inhibidor de esta nueva variante C.

En efecto, la más reciente proteína C es una versión cortada de la proteína A inicial (comparar esquemas en Fig. 3a, Mecanismo). En forma espontánea, ésta se uniría químicamente a aquélla, neutralizando así la función de A. Esto significaría que el efecto de A es bloqueado temporalmente, y que el gen SRGAP2 C actúa como un regulador negativo de la migración y especialización neuronal temprana, lo que facilitaría el posterior crecimiento y ramificación neuronal. El cerebro humano muestra entonces un retardo en el inicio de la diferenciación del cerebro, el que es más temprano en gorila y chimpancé. Estas conclusiones explican la tardía diferenciación ontogenética del cerebro humano, la que se prolonga durante un largo tiempo de aprendizaje, lo que ha sido corroborado por otros estudios. Lo humanos comienzan a aprender más tarde, pero aprenden más durante mucho más tiempo.

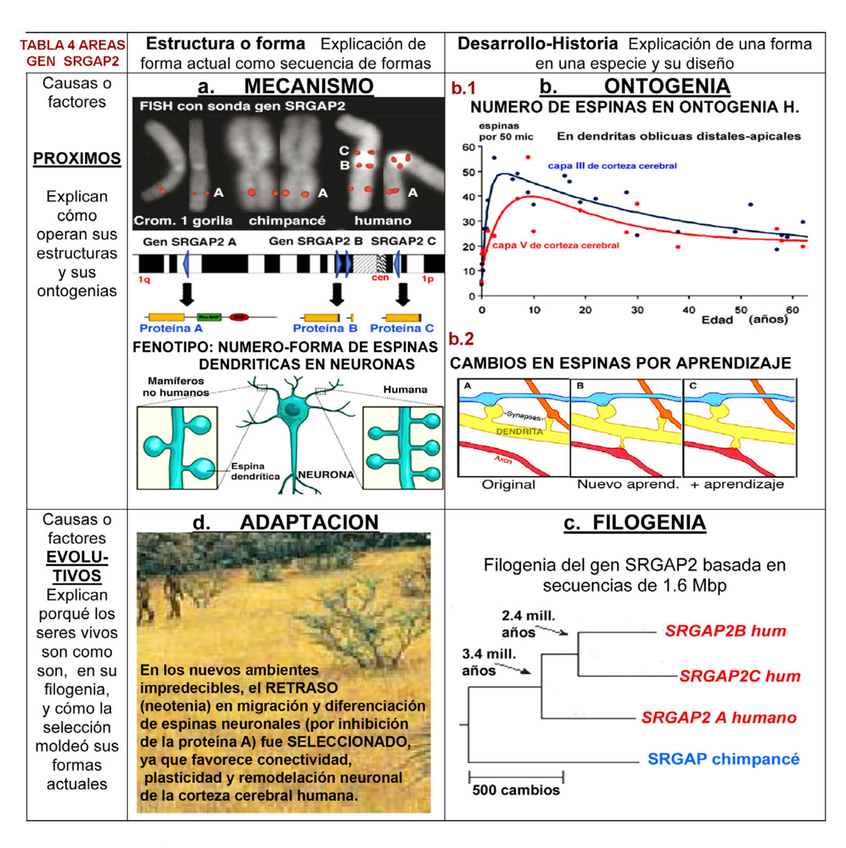


Figura 3. Tabla de las 4 Áreas de la Biología del gen SRGAP2. a. Evolución por duplicación del gen SRGAP2 (arriba); efectos directos sobre sus respectivas proteínas (al medio). FENOTIPO: diferencias en número y forma de dendritas chimpancé/humanos (abajo). b.1 Ontogenia del número de espinas neuronales en humanos. b.2 Cambios morfológicos en espinas dendríticas en humanos por aprendizaje. c. Filogenia del gen SRGAP2; tiempos de origen a partir de reloj molecular. d. Función, selección y adaptación de neotenia humana en nuevos ambientes secos impredecibles. (mod. Spotorno 2014).

Aparición de niñez, adolescencia y senectud

Este retraso general de la ontogenia humana tiene otras consecuencias importantes respecto de etapas propias del ciclo general de la vida humana. Tradicionalmente, las etapas de la ontogenia humana han sido definidas a partir de ciertas características dentarias que marcan los límites de cada etapa (se ven a la derecha de la Fig. 4); en cada etapa ocurren distintos procesos morfológicos y hormonales. Así, el comienzo de la adultez humana está marcado por la erupción de la "muela del juicio" a los 18 años. En cambio, este evento en chimpancé ocurre a los 11 años; es decir, la adultez humana está también retrasada en casi 7 años. Ahora bien, hoy es posible estudiar estos marcadores de etapas en el esmalte de los dientes fósiles (Bermúdez 2008).

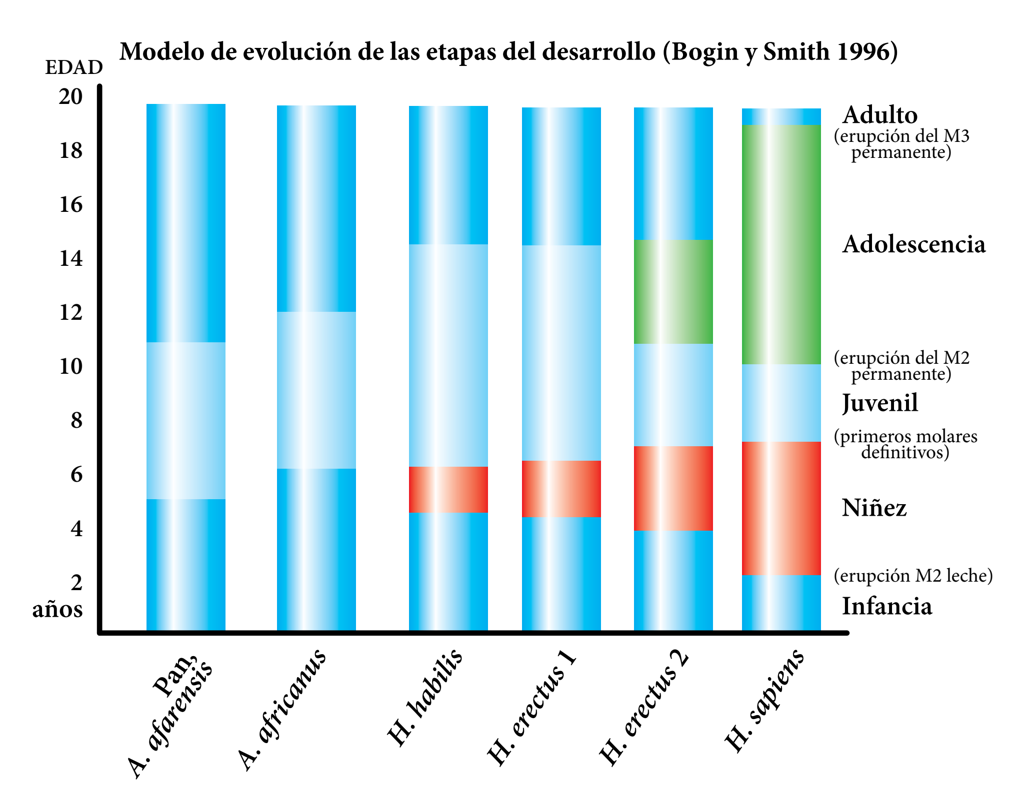


Figura 4. Evolución de la ontogenia en homínidos vivientes y fósiles. Etapas del desarrollo a la derecha, con marcadores dentarios entre cada etapa del ciclo de vida.

Desde hace tiempo, se sabe que el esmalte dentario crece de manera regular aunque discontinua. Estas discontinuidades en el crecimiento dejan marcas microscópicas en el esmalte, que son las estrias transversales (marcan el crecimiento circadiano diario), y las estrías de Retzius (marcan cada 8 o 9 días en promedio). Contando estas marcas se puede averiguar el tiempo real que tomó el crecimiento del diente, e investigar la duración de cada etapa del desarrollo en distintos fósiles homininos (Fig. 4):

Primero, las etapas del desarrollo de *Australopithecus afarensis* aparecen iguales a las del

chimpancé (izquierda de Fig. 4). Después, la infancia y la fase juvenil se alargan levemente en *A. africanus*. En *Homo habilis* apareció por primera vez la niñez, que se prolonga más y más en humanos posteriores. Finalmente, en *Homo erectus* 2 aparece una nueva etapa, la adolescencia. Evidentemente, estas innovaciones ontogenéticas reflejan el alargamiento en el tiempo requerido por intensos períodos de formación y aprendizaje, particularmente característicos del enorme cerebro de nuestra especie.

Otra consecuencia notable del retraso general en la ontogenia humana, es la prolongación de la longevidad promedio en humanos, desde 40 o 50 años en algunos chimpancés, muy poco después del último ciclo reproductivo, a los más de 70 años en humanos, muchísimo después de la menopausia. Esta innovación, una larga vejez, tiene también efectos adaptativos favorables, que deben haber sido seleccionados durante la evolución de *Homo*. En efecto. hay probables ventajas en la protección extendida de las copias de los genes de los abuelos en sus nietos, lo que es realizado por los abuelos al proteger a sus nietos ("hipótesis de la abuela"). Recientemente, también se ha propuesto que la longevidad puede haber sido favorecida por el nuevo consumo de carne, lo que aumenta la exposición a nuevos patógenos en las presas, y consecuentemente, a la selección de un mejorado sistema inmunológico, requerido también por la ampliación del ámbito de hogar.

Fabricación de herramientas

Las manos homíninas, liberadas de sus funciones locomotoras principales en *Australopithecus*, abrió las posibilidades para su uso prehensil y de movimientos finos en todas las direcciones. Especialmente notable es la movilidad del pulgar en varios planos, en contraste con el plano único con que gira el pulgar de otros homínidos; incluso aparece allí un nuevo músculo humano diferenciado. En conjunto con el desarrollo del cerebro, que coordina las acciones motoras y creativas, esas habilidades le permiten a *Homo* no sólo usar herramientas con exquisita destreza, sino también fabricarlas eficiente e intencionadamente. Eventualmente este proceso puede ser visto, imitado, o aprendido por otros, lo que facilita su multiplicación. Estas complejas características culturales son desconocidas para todo otro animal.

Las herramientas más antiguas corresponden a piedras trabajadas y hojuelas obtenidas por percusión, y frecuentemente asociadas a *Homo habilis*. Son usualmente cuchillas y raspadores, con sus característicos cantos trabajados por un solo lado de la piedra (monofase propia de la llamada cultura Achelense). Más tarde se convertirán en los cantos bifásicos de cuchillos y lanzas en la cultura europea Musteriense, hace unos 100 mil años atrás.

La fabricación y uso de diversos artefactos parece estar conectada con los primeros esbozos de lenguaje. Ambas son acciones organizadas y secuenciales, que significan la utilización de procedimientos copiados o inventados. Los sectores del cerebro involucrados

también están bastante cercanos; así, muchos de nosotros movemos la lengua cuando realizamos una tarea mecánica delicada o fina, como dibujar, escribir, o enhebrar una aguja. Los artefactos de *Homo habilis* sugieren entonces el comienzo del desarrollo, uso y difusión del lenguaje, el que no deja rastros fósiles.

Pero los artefactos materiales del pasado perduran, y podemos recuperar información a partir de ellos, porque efectivamente un artefacto contiene información, por ejemplo respecto de su uso y fabricación. Aún más, los artefactos pueden ser representados por un dibujo, el que también contiene información respecto del objeto original. Y tanto artefactos como sus dibujos pueden ser reproducidos, difundidos, y transmitidos infinitamente, si sus fabricantes tienen la capacidad cognitiva para entender el significado del diseño incluido en la estructura de ambos. Sabemos que *Homo habilis* tenía la capacidad para fabricar y usar herramientas; el tamaño del cerebro (Fig. 1) y su desarrollo neuronal (Fig. 3) lo confirman. Aunque esto constituye un paso decisivo en el desarrollo cultural humano, el siguiente paso de elaborar un dibujo que represente un objeto no es evidente sino hasta la aparición de *Homo sapiens*.

Evolución del lenguaje

El lenguaje es la capacidad para emplear palabras y combinarlas en frases, de modo que los conceptos de nuestra mente pueden ser transmitidos a otros. Y también de inversa manera: captamos las palabras de otros y las convertimos en conceptos dentro de nuestra mente. El lenguaje constituye el fundamento de la cultura, ya que el lenguaje es la cultura misma convertida en símbolos. El lenguaje simbólico verbal es el mejor medio de comunicación, el más eficaz entre todos los conocidos, y una característica exclusiva de la especie humana.

La capacidad de comunicarse es evidentemente muy anterior al lenguaje verbal. Muchos animales tienen cantos, llamadas, gestos o sonidos de alerta, que instantáneamente permiten comunicar información relevante a distancia. Es también evidente que estas habilidades para emitir y recibir señales pueden ser muy beneficiosas para la sobrevivencia, reproducción y adaptación de emisores y receptores; de esta manera, tales rasgos serán seleccionados positivamente, y perdurarán en el tiempo si es que tienen una base hereditaria. Por lo anterior, la teoría más difundida propone que el lenguaje es una compleja adaptación producto de la selección natural.

Consideremos las bases biológicas más evidentes del lenguaje. Primero el aparato fonatriz para producir sonidos y palabras; después sus bases neurológicas. En particular, estudiaremos el llamado "gen del lenguaje". Finalmente veremos cómo emerge la cultura.

Aparato fonador

El órgano biológico que produce el habla es boca, lengua y laringe. Estas dos últimas tienen formas y posiciones exclusivas para la especie humana. El acortamiento neoténico del rostro humano desplazó la lengua hacia atrás, y la faringe-laringe hacia abajo (Fig. 5).

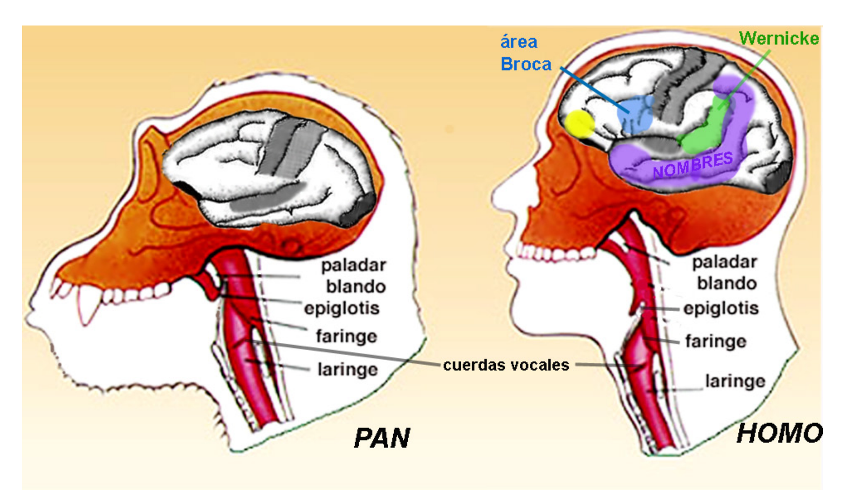


Figura 5. Aparato fonador y corteza cerebral del hemisferio izquierdo en chimpancé y humano
Las diversas áreas del cerebro están marcadas con diferentes colores.

La móvil laringe actúa normalmente como una válvula, donde la epíglotis impide el paso de alimentos o cuerpos extraños hacia el tracto respiratorio. En *Homo* la laringe ha sido desplazada hacia abajo, lo que permite a sus cuerdas vocales emitir sonidos aún más variados. Pero al no poder cerrar completamente la epíglotis, la respiración y la ingesta no pueden ser realizadas simultáneamente, como lo hace el chimpancé o los niños hasta los 3 meses de edad. En contraste con el chimpancé, también el desplazado paladar blando humano puede separar la cavidad nasal del resto de la vía aérea durante el habla, especialmente para producir ciertos fonemas (por ej., al emitir la letra "p"). Se puede observar (Fig. 5) que en el aparato fonador humano no hay estructuras realmente nuevas, sino una compleja remodelación de estructuras homólogas, cuyas variantes fueron muy probablemente seleccionadas a partir de un ancestro común (versión 1.0).

Bases neurológicas

El estudio biológico del lenguaje comienza en el siglo XIX, bajo el esquema ya clásico de deducir la función de un órgano a partir de la observación de los efectos producidos cuando esa estructura no está, o está alterada. El francés P. Broca estudió un paciente que sólo podía pronunciar una palabra: "tan". Aunque podía comprender distintas preguntas sencillas, este paciente sólo respondía con distintas acentuaciones de esa sola sílaba. Cuando murió dos años después, se reveló que el paciente presentaba una lesión en la parte inferior del cerebro izquierdo, cerca de la tercera circunvolución del prosencéfalo (Fig. 5). Por lo tanto, Broca

consideró a esa zona como el centro cerebral de la elaboración motora del lenguaje. En su parte posterior, esta zona posee sectores de control motor de otras partes del organismo.

Poco después, y en forma similar, el alemán C. Wernicke describió enfermos que podían hablar mucho, pero no se entendía lo que hablaban. Estos pacientes presentaban daños en la circunvolución superior del lóbulo temporal izquierdo (Fig. 5). Por lo tanto, Wernicke consideró a esta región como la encargada de las funciones de comprensión del habla.

En general, estudios similares han elaborado verdaderos mapas de distintas regiones de la corteza cerebral, las encargadas de almacenar o controlar distintos órganos del cuerpo, o de otros aspectos vitales. Por ejemplo, observe en la Fig. 5 una circunvolución que parece no estar presente en chimpancé, y que almacena una serie de palabras que son los nombres de cosas (coloreada en morado). También observe el área coloreada en amarillo, la corteza pre-frontal, la que controla la sofisticada capacidad de planificar y razonar.

"El gen del lenguaje": FOXP2

Las bases genéticas del lenguaje experimentaron un gran avance en 1990, cuando el genetista inglés S. Fisher estudió una familia (llamada familia KE), donde casi la mitad de sus 30 miembros de tres generaciones presentaban severas deficiencias en el habla y el lenguaje (el síndrome DVD= "*Developmental Verbal Dispraxia*"), también evidentes al escribir. Este rasgo anómalo corresponde a un gen monosómico autosómico dominante ubicado en el cromosoma 7q31, el que recibió el nombre de SPCH1 (siglas de "*Speech-and-Language-disorder*-1"). Los análisis de secuenciación de ADN y ARN en estos pacientes y familiares indicaron que se trataba de un gen complejo (ver Fig. 6a), que codificaba un nuevo miembro del grupo FOX de factores de transcripción; recibió el nombre de FOXP2. Los afectados heterocigotos solamente presentaban una mutación en el codon 14, cuya correspondiente proteína mostraba una Histidina en el aminoácido 553, en vez de la Arginina normal (Fig. 6a arriba). Al examinar la actividad cerebral de estos afectados, se apreciaba ausencia en el área de Broca por ejemplo, la que era abundante en los parientes normales (Fig. 6a abajo). Más tarde se identificó otra mutación independiente en el codón 7 con efectos fenotípicos similares.

El gen FOXP2 es un gen regulador muy antiguo y bastante conservado, cuya proteína participa en los circuitos sensoriales y motores de todas las aves, por ejemplo. En aves canoras como el pinzón cebra, hay un núcleo estriado del cerebro (el área X), que muestra niveles de *FOXP2* más altos que en los tejidos cercanos, pero solamente durante el tiempo que están aprendiendo a imitar un canto. En canarios adultos, la expresión de este gen en el área X varía con las estaciones: los mayores niveles de mARN y de la proteína *FOXP2* se alcanzan en aquellos meses en los que el canto muestra la mayor plasticidad. Finalmente, en ratones

este gen controla el desarrollo de ciertas habilidades motoras. Lo mencionado anteriormente se demostró obteniendo mutantes con exactamente la mutación propia del FOXP2 humano con dispraxia verbal de la familia KE (Fig. 6b). De esta manera, los heterocigotos mutantes constituyen un modelo genético exacto para estudiar experimentalmente las funciones homólogas de este gen. Los efectos de esta mutación se aprecian en la Fig. 6b, en que los ratones afectados consistentemente mostraron menor capacidad motora durante el aprendizaje de carreras, además de diferencias en la emisión de sonidos ultrasónicos con respecto a sus hermanos normales.

Así como las alas de las aves son patas modificadas para el vuelo, aunque mantienen su estructura interior básica, *FOXP2* parece haber desarrollado sus funciones de apoyo y control motor al lenguaje en humanos, y posiblemente en aves canoras, por medio de la reconfiguración sucesiva de complejos sistemas ancestrales. La complicada trama de conexiones neuronales en humanos requiere prolongados aprendizajes, como vemos cuando los niños comienzan a tratar de hablar. En cualquier caso, la filogenia del gen muestra dos sustitu-

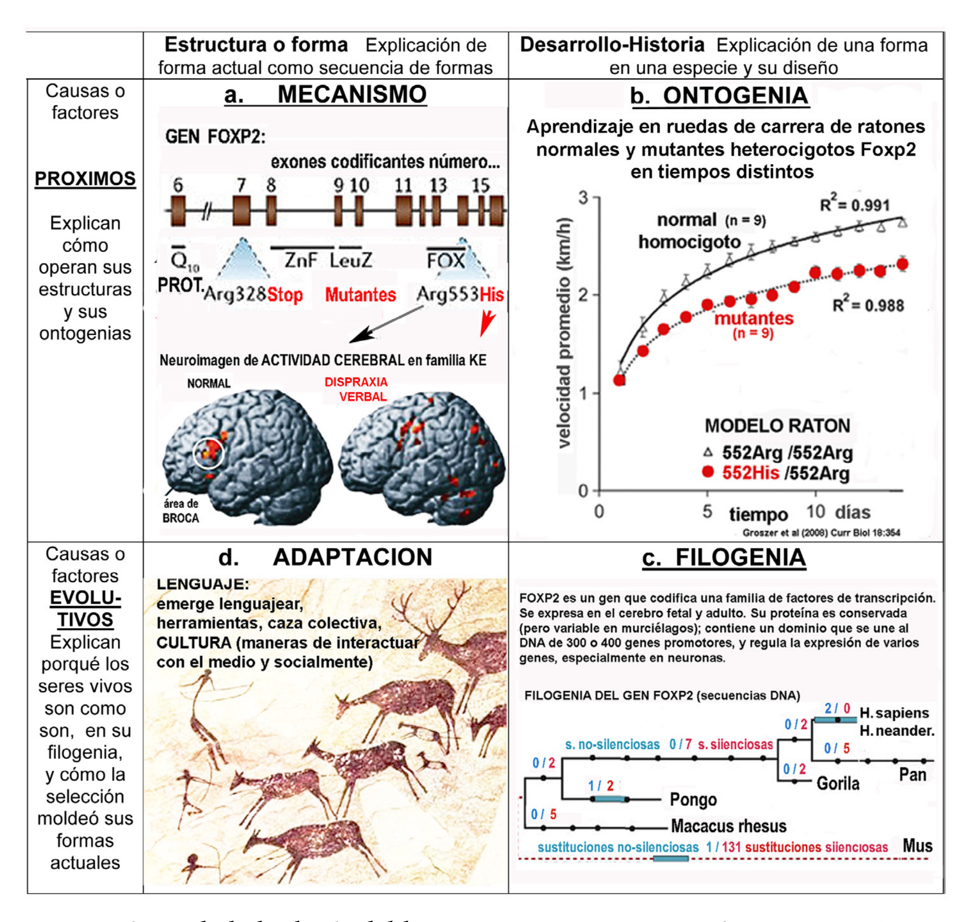


Figura 6. Las 4 áreas de la biología del lenguaje. **a.** Mecanismo próximo: gen FOXP2, sus respectivas proteínas normal y mutante afectado (en rojo), actividad neuronal en hemisferio izquierdo normales (abajo izquierda) y afectado (abajo derecha) (mod. Fisher 2006). **b. c.** Filogenia del gen FOXP2 (mod. Enard 2002) en mamíferos.

ciones no silenciosas propias de la especie humana (Fig. 6c), situación muy poco usual en la evolución de este gen (compare en cada rama el número de estas mutaciones que alteran aminoácidos, con respecto al número de mutaciones silenciosas que no alteran aminoácidos). Es evidente que esta habilidad para comunicar información compleja debe haber sido altamente adaptativa.

Esas particulares sustituciones normales del FOXP2 humano también están presentes en el genoma del hombre de Neandertal (versión 6.0), lo que sugiere que esta especie también tenía capacidad para el lenguaje. Esta hipótesis se refuerza con el hallazgo reciente de un hueso hioides similar al humano, en un espécimen neandertal. El hioides es un hueso ubicado en la base de la lengua, y que participa en los movimiento propios del habla.

En realidad, el gen FOXP2 debería llamarse el "gen del habla", porque explica muchos componentes motores en la evolución del lenguaje, pero no sus componentes cognitivos. Es posible que en el futuro próximo se profundice en este otro aspecto, estudiando de manera equivalente los múltiples efectos moleculares y fenotípicos de los afectados en el área de Wernicke, por ejemplo.

Emerge la cultura

Una de las propiedades fundamentales del lenguaje es que efectúa la llamada "compresión cognitiva": ayuda a categorizar el mundo y a reducir la complejidad de las estructuras conceptuales a una escala manejable (Damasio y Damasio 1992, un excelente artículo). Por ejemplo, para designar a la serie de especies ancestrales inmediatas a nuestra especie (Fig. 1), hemos usado el término "linaje humano"; a este conjunto no bien completo todavía puede también llamársele Hominini. Esta capacidad de compresión permite elaborar redes de conceptos no sólo para describir el mundo y explicarlo, sino también para comunicarlo sintéticamente a otros. Así nace la capacidad para la cultura, que adicionalmente es una estrategia comunicable de habilidades para la sobrevivencia. Los homininos se volvieron entonces "supersociales" y tribales, al ser capaces de poder compartir ese conjunto de capacidades y habilidades. Aunque seguramente esta capacidad excepcional se desarrolló junto al origen de la especie, hace unos 200.000 años, ya hemos visto que varios de sus elementos estructurales venían estableciéndose durante toda la evolución del linaje humano.

Finalmente, la cultura humana experimentó un enorme desarrollo en los últimos 50.000 años, a partir de lo que algunos llaman el "***big-bang***" de la mente (ver el magnífico video PBS con este título en sitio PBS de Internet). En efecto, por esa época aparecen en muchos lugares, y repentinamente, variados dibujos, collares, y figurillas esculpidas, que evidencian distintas representaciones de naturaleza simbólica, lo que sugiere también la presencia de lenguaje verbal. En efecto, el paso al lenguaje verbal requiere la representación de un objeto

Tabla 2. Comparación entre factores componentes de la evolución biológica y la evolución cultural.

Factor	Evolución Biológica	Evolución Cultural
Unidades de evolución	ADN, nucleótido, gen, cromosoma, genoma	lenguajes, ideas, reglas, creencias, herramientas, "memes" en general
Fuente de variación	mutación (error de copia)	innovación y/o error de copia
Transmisión	padres a hijos (vertical)	varios mecanismos (vertical, horizontal)
Selección variantes	por selección natural	por selección cultural
Migración	flujo genético	"préstamo", copia, enseñanza
Deriva	lenta en grandes poblaciones, rápida en pequeñas	gran efecto por decisiones de personas "claves"

o conducta por medio de un sonido o un conjunto de sonidos arbitrarios, un fonema. El paso siguiente es asociar fonemas para formar frases, siguiendo ciertas reglas gramaticales. El linguista Chomsky sostiene que existiría una gramática universal incluida en nuestro cerebro. Eventualmente este fonema pudo ser escrito por medio de signos particulares que representan al fonema. Estos signos escritos pueden haber sido mediados por representaciones simbólicas del objeto o conducta, a través de una figura o dibujo. Por ejemplo, hay idiomas icónicos como el chino, en el que las palabras escritas tienen un diseño similar al objeto que representan.

Si el lenguaje es el fundamento de la cultura, entonces es posible establecer un paralelo general entre la evolución biológica y la evolución cultural. Este paralelo se resume en la Tabla 2, donde aparece una unidad elemental para la cultura, los memes; éstos serían los equivalentes a los genes, ambas unidades biológicas que se duplican y transmiten información. Un meme sería un elemento cultural que puede ser duplicado y transmitido por medios hereditarios no genéticos. No es extraño entonces, que una filogenia de idiomas y lenguajes presenta una evidente concordancia con una filogenia basada en los genes de las respectivas poblaciones humanas (Fig. 7). Al fin y al cabo, ambas comparten la misma y fascinante historia evolutiva.

Conclusiones

El cuerpo humano actual es el producto de sucesivas adaptaciones del linaje hominino a los ambientes progresivamente secos e impredecibles que aparecieron en África Central a partir del Mioceno. Ellos seleccionaron una novedosa postura bípeda en *Australopithecus*, y comenzó una ampliación del nicho desde la herbivoría hacia la omnivoría, sin aumento del volumen cerebral. En una segunda etapa, las piernas se alargaron y disminuyó el pelaje, los

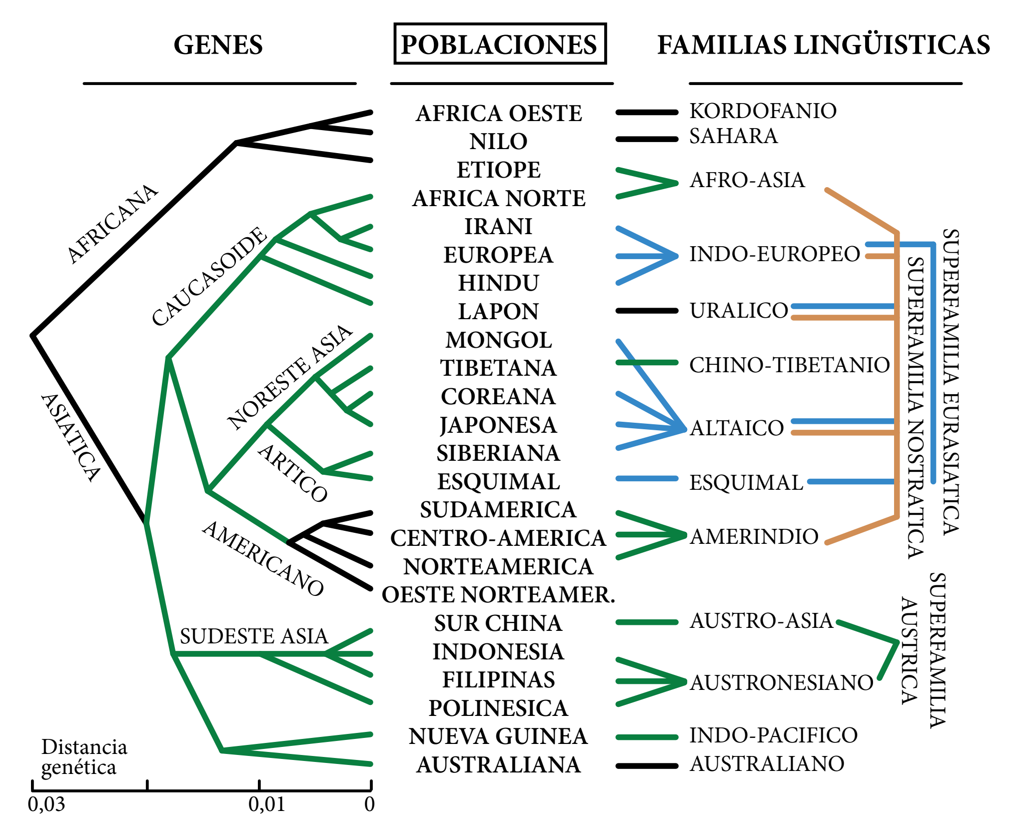


Figura 7. Diferenciación genética (izquierda) entre las distintas poblaciones humanas actuales (al centro) y sus similitudes lingüísticas (a la derecha). (mod. de Cavalli-Sforza, 1991).

que facilitaron el trote sostenido, la caza y la ampliación del ámbito de hogar. La ontogenia se alargó progresivamente a partir de *H. habilis*, y los rasgos de los adultos se hicieron más y más juveniles (neotenia). En esta tercera etapa apareció la niñez, y después la adolescencia, que se prolongaron más en *H. erectus* y aún más en *H. sapiens*. El cerebro postergó su diferenciación temprana por una primera duplicación del gen regulador SRGAP2 hace 3.5 millones de años; una segunda ocurrió en *H. habilis*, junto con el primer aumento de volumen cerebral. Esto permitió la prolongación de los períodos de juego y aprendizaje social característicamente humanos, primero con el uso de herramientas, y después con su fabricación intencional. Se originaron así el pensamiento artístico, simbólico y social, con sus expresiones culturales que incluyen artefactos, lenguaje verbal, fonemas y otros "memes". La proliferación de *Homo sapiens* y la fabricación de nuevos nichos permitió la conquista de los cinco continentes y de todos sus ambientes, aunque su biología corporal paleolítica permaneció estable durante sus 200.000 años de existencia. Su óptima adaptación cultural a los ambientes del siglo XXI constituye su actual desafío.

Agradecimientos

Este capítulo fue elaborado en el marco del proyecto FONDECYT 1131029 sobre enseñanza y comprensión de la Teoría Evolutiva (Prof. Hernán Cofré, Investigador Principal).

Glosario

Fila de molares (convergente, paralela): Línea que une los molares en fila, que es convergente en *Homo* y sus ancestros que no son ancestros comunes con *Pan* (ver Fig. 1). Esta línea es paralela en los otros Hominidae.

FOXP2: Un miembro de una familia de genes expresada en tejidos neurales, y funcionalmente ligada a la comunicación en mamíferos y aves.

Heterocronía: tasas diferenciales del desarrollo en dos o más atributos por cambios evolutivos en los tiempos del desarrollo. Cambio en el orden de aparición de un rasgo cuando se compara una especie ancestral con su descendiente.

Hominidae (homínidos): Familia de primates que incluye las subfamilias Homininae (tribus Hominini y Panini), Gorillinae y Ponginae.

Hominini (homíninos): Tribu de primates que incluye al género Homo y a los géneros extintos del linaje humano que poseen fila de molares convergentes y foramen magno basal.

Hominización: Proceso de transformación en el linaje que dió origen a *Homo sapiens*.

Homo sapiens: Primate hominino bípedo, gran cerebro, omnívoro, piel desnuda, sudor acuoso, neonato prematuro, niñez y vejez prolongadas, adulto juvenilizado (neoténico), tribal y sociable, de conductas complejas y relacionales, continuo fabricante de su propio nicho (herramientas y culturas).

Lenguaje: Manera sistemática de comunicar información, ideas, o sentimientos, por medio de signos, sonidos, gestos o marcas que tienen significados comprensibles.

Linaje: Grupo de individuos que descienden de un ancestro común considerado como fundador. Secuencia de ancestro-descendientes de poblaciones, células o genes.

Meme: Hipotética unidad de transmisión cultural, que se reproduce (copia), migra, muta, deriva, y se selecciona y extingue, en forma análoga a un gen.

Neotenia: Madurez sexual al estado larval, originalmente. Retención de características infantiles o juveniles de una especie en los adultos de otra especie.

Ontogenia: Desarrollo y crecimiento somático de un organismo desde la concepción hasta la muerte, tiempo conocido como historia de vida.

Pleistoceno: Época del Cuaternario que dura desde los 1,8 millones hasta los 0,01 millones de años atrás. Ocurren períodos de climas fluctuantes conocidos como Edad del Hielo.

Plioceno: Época del Terciario (Era Cenozoica) que dura desde los 5,3 millones hasta los 1,8 millones de años atrás. En sus comienzos ocurrió un evento masivo de desecación cuando se secaron las aguas remanentes del mar de Tethys (Mediterráneo).

SRGAP2: Proteína 2 SLIT-ROBO Rho activante de GTPasa, codificada por el gen SRGAP2 en humanos. Su función está relacionada con la migración neuronal.

Transmisión horizontal: transmisión de una enfermedad infecciosa entre hermanos (orig.). En general, transmisión de un rasgo entre miembros de una misma generación, por ej. un gen, un meme.

Trasmisión vertical: transmisión de una enfermedad infecciosa de madre a hijo (orig.). En general, transmisión de un rasgo de padres a hijos, por ej. un gen, un meme.

Bibliografía

Ayala F. & C.J. Conde Cela. 2005. *Senderos de la evolución humana*. Alianza Ed.

Damasio A. & H. Damasio. 1992. *Cerebro y Lenguaje. Investigación y Ciencia*, Noviembre, págs. 59–66.

Freeman S. & J.C. Herron. 2002. *Análisis evolutivo*. Madrid, España: Prentice-Hall- Pearson Educacion.

López P. & A. Spotorno. 2007. *Evolución 8° Básico*. Libro de Preparación de Clases. Santiago, Chile: MINEDUC, U. de Chile, (ECBI). Ed. Valente.

O'Blennes M., V.B. Searles, A. Vark, *et al.* 2012. Evolution of genetic and genomic features unique to the human lineage. *Nature Reviews Genetics* 13: 853–866.

Spotorno A.E. 1991. *Origen y evolución de la especie humana.* Santiago, Chile: Centro de Extensión Biomédica, Fac. de Medicina, U. de Chile.

Spotorno A.E. 2012 Orígenes y conexiones de las leyes de la evolución según Darwin. pp 21–42. En A. Veloso y A. Spotorno (eds.) "*Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*". Ed. Universitaria, Santiago de Chile.

Spotorno A.E. 2014. Genética, Evolución y evolución humana. En *Genética Humana*. S. Berríos (ed.). Edit. Mediterráneo, Santiago, Chile (en prensa).

Spotorno A.E. & G. Hoecker (eds.). 1993. *Elementos de Biología Celular y Genética* (2ª ed.), Fac. de Medicina, Universidad de Chile. Cap. 29 y 30.

Sección III

Macroevolución

Capítulo 10

Concepto de especie y modelos de especiación

Marco A. Méndez
Laboratorio de Genética y Evolución,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile

Palabras Claves: especie, monofilia, aislamiento reproductivo, especiación alopátrica, especiación simpátrica, especiación ecológica, reforzamiento, radiación adaptativa.

Introducción

¿Qué es una especie?

Si se consulta el Diccionario de la Real Academia de la Lengua Española (DRAE), por la definición de especie, es posible encontrar entre los significados aceptados los siguientes:

1. *f.* Caso, suceso, asunto, negocio. *Se trató de aquella especie. No me acuerdo de tal especie.*
2. *f. Quím*. Sustancia de composición química determinada.
3. *f.* Conjunto de cosas semejantes entre sí por tener uno o varios caracteres comunes.
4. *f. Bot. y Zool.* Cada uno de los grupos en que se dividen los géneros y que se componen

de individuos que, además de los caracteres genéricos, tienen en común otros caracteres por los cuales se asemejan entre sí y se distinguen de los de las demás especies. La especie se subdivide a veces en variedades o razas.

Si examinamos cada definición, nos damos cuenta que todas se refieren a una clase de objeto determinado, en este sentido se puede pensar en una categoría de objeto con atributos fijos y distinguibles. Por ejemplo podemos distinguir en la definición tres que una especie puede ser *"una sustancia de composición química determinada, como el Magnesio o Cadmio"*, de este modo si se examina la Tabla Periódica de los Elementos podemos encontrar 118 "especies químicas". En el caso de la definición cuatro, se enfatiza que especie es una categoría taxonómica, una o más especies forman un género, la definición destaca además que entre las especies de cada género existen caracteres en común y que éstas *se asemejan entre sí y se distinguen de las demás*. Pero ¿que implica que se asemejen entre sí?. Por ejemplo un taxónomo trabaja con especímenes (individuos) y basado en caracteres morfológicos, decide cuales pertenecen a la misma especie, en este caso una "morfo-especie". Puede ocurrir, y esto es un caso frecuente, que otro taxónomo, trabajando con los mismos especímenes, y también con caracteres morfológicos, llegue a una conclusión distinta reconociendo ahora a dos especies en lugar de una. ¿Cuál de los dos taxónomos tiene la razón?. Esto nos lleva a señalar que el criterio de demarcación entre ambas propuestas corresponde a que la proposición de una especie debe tener *sentido biológico*, es decir debe ser útil como categoría para representar adecuadamente la clasificación y, por cierto la evolución, de las entidades biológicas. Como señalan Mayr & Ashlock (1991), la tarea no es fácil pues existen distintos conceptos de especie, pudiendo llegarse a distintas conclusiones si se utiliza un concepto u otro.

Conceptos de especies

El biólogo evolutivo Kevin de Queiroz señala que las especies existen y dado que viven mas que un observador humano, se hace muy difícil el percibirlas en su plenitud, a diferencia de como lo hacemos frecuentemente con las células y los organismos, esto ha dificultado el llegar a un solo concepto de especie, existiendo a la fecha al menos 12 conceptos distintos. Examinemos brevemente, algunos de los más usados.

a) Concepto Tipológico de Especie. Esta concepción es también conocida como esencialista. De acuerdo a este concepto, la diversidad observada en el universo refleja la existencia de un limitado número de *universales* o *tipos* (*eidos*, en sentido Platónico). Los individuos de una especie son expresión de un mismo *tipo*. De este modo, los miembros de una especie forman una clase de objetos (grupo). Este es el concepto en el que se basa la clasificación propuesta por Carl Linnaeus, donde la especie es la base de la Jerarquía lineana. Mayr & Ashlock (1991) mencionan que el aplicar el concepto de tipológico implica aceptar que : 1) Las especies consisten en individuos que comparten la misma esencia; 2) Cada especie es

separada de las otras por claras discontinuidades, 3) Cada especie es constante en el tiempo y 4) Hay limites establecidos de la variación posible dentro de una especie. La dificultad de esta propuesta conceptual radica en que en los hechos no es posible aceptar que dos entidades morfológicamente distintas como un macho y la hembra del ciervo volante, deban clasificarse como dos especies distintas (Figura 1). Otro problema corresponde a las especies gemelas (*sibling species*), entidades que no difieren morfológicamente, y que ciertamente corresponden a especies distintas. Actualmente, este criterio es usado como punto de partida de la caracterización de una especie, pero no es suficiente para establecer la existencia de una especie.



Figura 1. Dimorfismo sexual observado en el escarabajo *Lucanus cervus*. Se observa el macho y la hembra a la izquierda y derecha, respectivamente.

b) Concepto Biológico de Especie. Este concepto fue propuesto por Mayr (1963), y se diferencia del anterior al incorporar la perspectiva poblacional, los individuos de una especie se agrupan en poblaciones y muestran una ***cohesión genética***, es decir existe una continuidad genética, un acervo genético común entre sus individuos tanto en el presente como en el pasado. De este modo una especie se define como: *un grupo de individuos (poblaciones) naturales que esta reproductivamente aislado de otros grupos*. El criterio de demarcación en este caso es el aislamiento reproductivo. Lo anterior, permite una adecuada combinación entre la observación de una especie en el espacio (*e.g.* una localidad) con su existencia en el tiempo (*e.g.* la misma localidad hace 500 años). Este concepto es muy popular entre los taxónomos y otros biólogos, pero tiene como dificultad que se aplica sólo a un limitado grupo de organismos, aquellos de reproducción sexual, quedando por ej. organismos como las bacterias y varios invertebrados fuera de este concepto.

c) Concepto Evolutivo de Especie. Este concepto, fue desarrollado especialmente por los paleontólogos, quienes no se mostraron muy convencidos por el concepto biológico de especie, por ser inaplicable a los sujetos de estudio de esta disciplina: los fósiles. De este

modo, George G. Simpson propone la siguiente definición de especie: *"Una especie evolutiva es un linaje (una secuencia de poblaciones ancestro-descendiente), que evoluciona separadamente de otros y posee su propia tendencia y sentido evolutivo"*.

d) **Concepto Filogenético de Especie.** Este concepto es también conocido como *Concepto Genealógico de Especie*. Esta concepción de especie, es similar al criterio evolutivo, pero a diferencia de éste, fija como atributo de demarcación el requisito de ***monofilia***, es decir un linaje que contiene al ancestro y a todos sus descendientes (ver Capítulo 10). Bajo este criterio las especies pueden ser identificadas generando una filogenia de poblaciones cercanamente emparentadas y encontrando el grupo monofilético más pequeño (Figura 2). La ventaja de esta aproximación es que puede ser aplicado a cualquier tipo de organismos de reproducción sexual y asexual, o fósiles y es evaluable operacionalmente. La desventaja es evidente, requiere inferir relaciones filogenéticas, lo que implica mucho tiempo, para estimar estas relaciones.

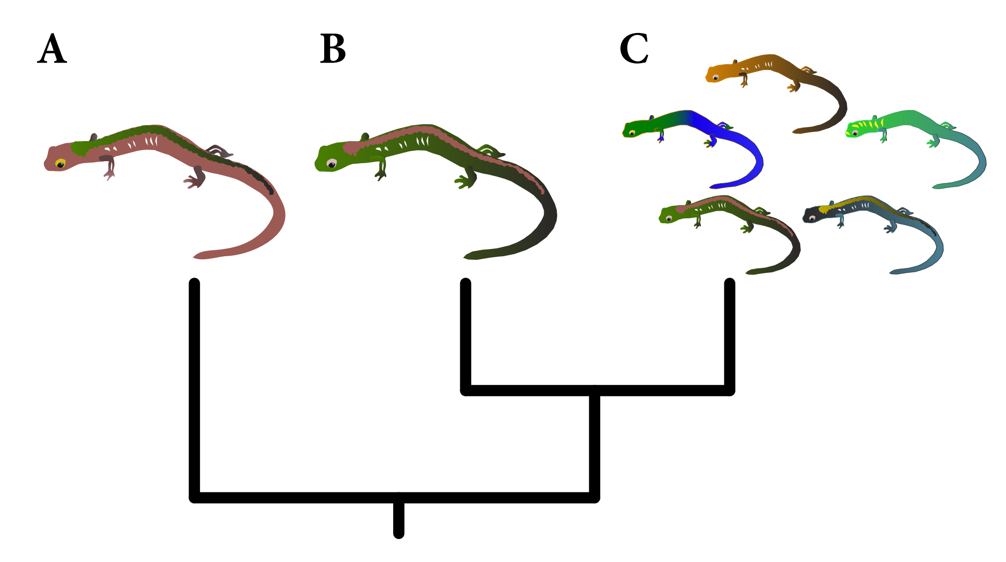


Figura 2. Concepto Filogenético de Especie. En el árbol se puede observar que todos los individuos del grupo C, se distinguen en un clado separado de las especies B y A. De acuerdo al concepto filogenético de especie las especies A y B son especies, mientras que los individuos del grupo C, corresponderían todos a una misma especie, pues todas tienen un ancestro común único.

Especiación

Gallardo (2011) define a la especiación como "el estudio de la formación de las especies". Si consideramos la especiación como un proceso de divergencia en el tiempo, podemos concebir a dos procesos de divergencia: la *anagénesis* y la *cladogenésis*. La *anágenesis* corresponde al cambio gradual de un linaje en el tiempo geológico, en este proceso una entidad A puede transformarse en B, sin ramificar, lo que implica que no hay en el tiempo un aumento en el número de especies.

En contraste, en la *cladogenésis* existe diversificación de los linajes en el tiempo geológico, lo que implica que en este proceso hay ramificaciones y por ende aumento en el numero de especies (Figura 3). Si bien, esta clasificación nos es útil, para entender la especiación como un proceso, nos quedan preguntas abiertas para entender como se origina una especie (su mecanismo). Por ejemplo: bajo que circunstancias es posible que se origine una especie? En que contexto geográfico se pueden generar las oportunidades de especiación?. Para responder de estas preguntas necesitamos examinar algunos de los modelos de especiación propuestos.

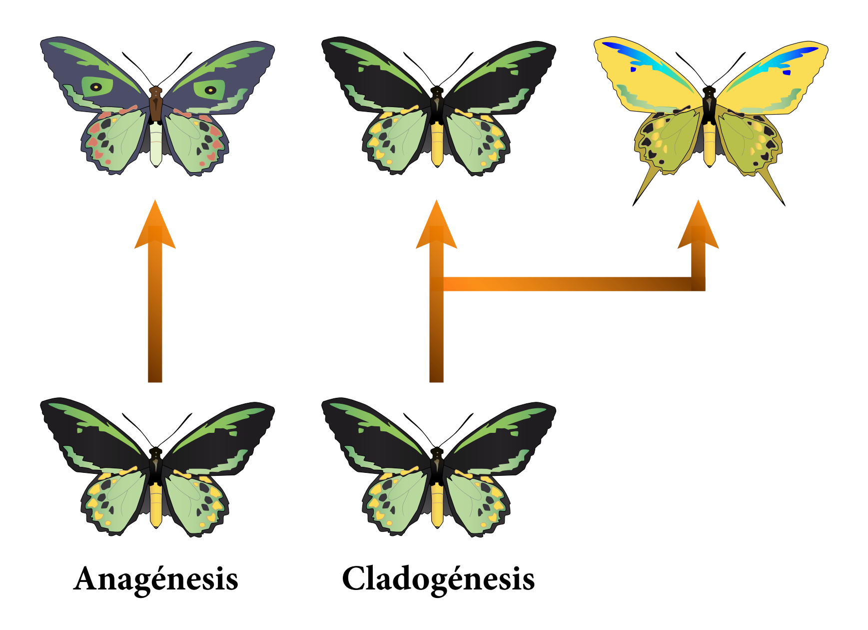


Figura 3. Representación esquemática de los dos tipos de especiación. En el caso anagenético, ocurre diferenciación en el tiempo, sin separación en dos especies distintas. En el caso de la especiación cladogenética, la especiación siempre ocurre por el origen de dos especies a partir de un ancestro común.

Especiación Alopátrica

Alopatría literalmente significa "distinta patria". Este modelo se focaliza en el origen de las especies mediante el aislamiento físico en dos áreas distintas generando una barrera efectiva al flujo genético y fue propuesto por Mayr (1942, 1963). Esto se puede producir por aislamiento por ***Dispersión*** o por ***Vicarianza***. Examinemos brevemente ambos tipos de diferenciación por alopatría:

a) Aislamiento geográfico a través de dispersión y colonización: En este modelo en un principio existe una sola población, en que los individuos pueden cruzarse libremente unos con otros. La población es grande, de modo que la deriva génica no tiene efecto. Luego de un tiempo algunos individuos se dispersan y colonizan una nueva área, tiempo después en forma gradual como producto del aislamiento geográfico y las adaptaciones al nuevo há-

bitat, se generan diferencias entre los individuos de la población fuente (original) y la nueva, lo que lleva, finalmente a la formación de una nueva especie (Fig. 4a).

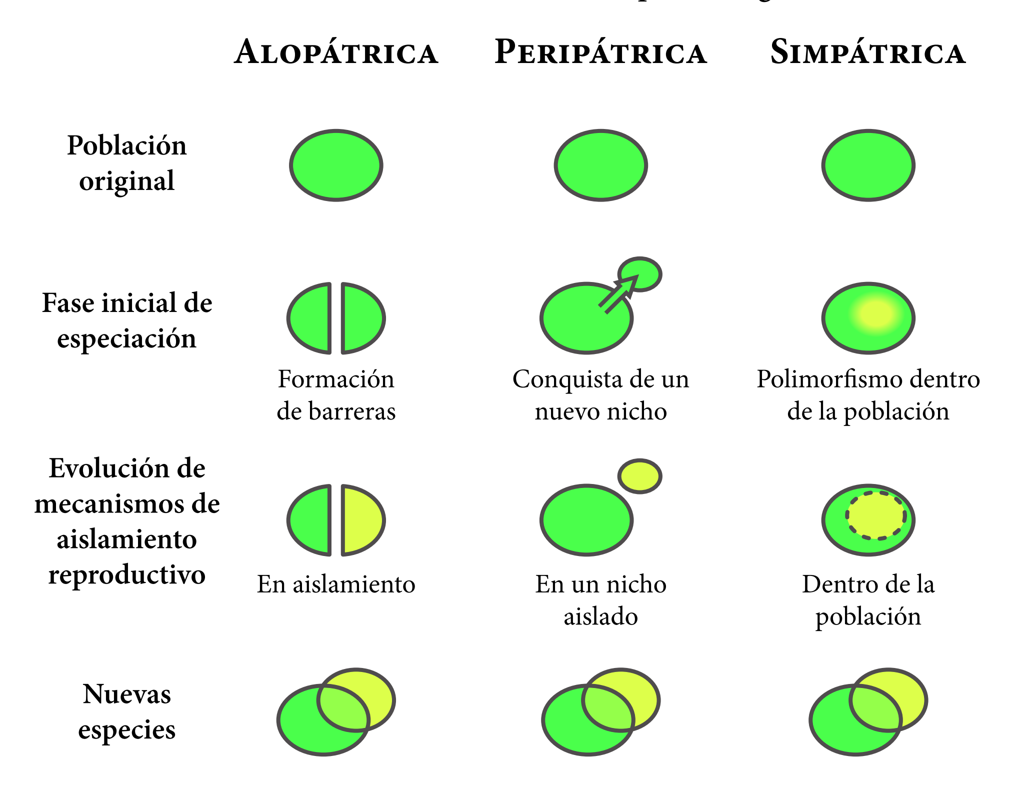


Figura 4. Esquema de tres modelos de especiación donde se enfatiza en forma comparativa cuatro etapas en el proceso de especiación.

b) Aislamiento geográfico por Vicarianza: En este modelo se requiere de una población grande, en la que sus individuos pueden cruzarse libremente unos con otros y en que no exista efecto de la deriva génica. En el área de distribución de esta especie, surge una barrera que separa a la población original en dos poblaciones, como consecuencia, el flujo génico entre las dos nuevas poblaciones es nulo. De este modo, en forma gradual en cada nueva población, como producto de las selección natural a los distintos hábitat (adaptación) se produce divergencia (genética y/o morfológica), lo que lleva finalmente al aislamiento reproductivo de ambas poblaciones y el origen de dos nuevas especies.

c) Aislamiento geógrafico por Peripatría: Este modelo opera cuando un pequeño número de individuos queda aislado y posteriormente se diferencia de los individuos de la población central. Este modelo es también conocido como Aislamiento por Especiación Periférica (Mayr, 1963) y corresponde a un caso particular del modelo de Aislamiento por Vicarianza. En este modelo los individuos colonizan una zona periférica de la distribución de la especie, zona que podría corresponder a un hábitat divergente desde el punto de vista ecológico, de este modo mediante la divergencia entre los individuos de la población periférica y los de distribución central se daría origen a una nueva especie en la zona periférica

de la distribución de la especie original. Es importante hacer notar, que a diferencia del modelo alopátrico, donde el proceso de adaptación tendría un papel importante, en el caso del modelo peripátrico, el papel de la deriva génica se vuelve muy relevante en explicar la divergencia entre la población central y la periférica. Este modelo ha sido considerado como relevante para explicar el origen de las especies mediante la Teoría del Equilibrio Puntuado, postulada por Eldredge y Gould (1977) y la discontinuidad del registro fósil (Fig. 4 b).

Especiación Simpátrica

En este modelo de especiación, una nueva especie se produce dentro del rango de distribución de la especie ancestral, donde se deduce que el papel de la diferenciación vía aislamiento geográfico no tiene un papel relevante. En general, pueden distinguirse dos tipos de especiación simpátrica: reticulada y divergente.

a) Especiación Simpátrica Reticulada: Esta resulta por el origen de una nueva especie vía hibridación entre dos especies distintas. La especiación reticulada puede ser homoploide (mismo numero de cromosomas) o poliploide (se incrementa el numero de cromosomas), siendo muy común en plantas (especialmente en cactáceas) y muy rara en animales. En este modelo la especiación ocurriría en forma instantánea o en pocas generaciones.

b) Especiación Simpátrica Divergente: En este caso un grupo de individuos de la población ancestral, comienza a utilizar un nicho distinto al utilizado por la población ancestral. El recurso a utilizar puede ser un hábitat distinto, que se puede expresar como segregación en el uso de algún recurso (dieta, refugio, etc). Este modelo requiere que los individuos muestren un cambio conductual (ej. ampliación del ámbito de hogar) o fisiológico (ej. cambio en la tolerancia térmica) que produzca que las poblaciones se separen y se diferencien en el tiempo (Figura 4 d)

Especiación Ecológica

Recientemente, algunos autores como Schluter (2000, 2001) y Nosil (2012) han promovido una nueva categoría de especiación denominándola ***Especiación Ecológica***, y específicamente la han definido como *"el proceso por el cual barreras al flujo génico evolucionan entre poblaciones como resultado de selección ecológica divergente mediada por diferencias entre ambientes"* (Nosil 2012). En este escenario la especiación ocurriría como resultado de divergencia adaptativa entre ambientes. Existe, otro escenario que podría promover la especiación, en este caso la divergencia podría operar como resultado del aislamiento reproductivo per se. Sin embargo, este debería considerarse como un caso particular de especiación ecológica, si es que la divergencia (*e.g.* la preferencia de las hembras y los rasgos que despliegan los machos) es mediada por el ambiente ecológico (Seehausen 2008). Lo relevante, es que en

este tipo de definición es independiente del escenario geográfico en que opere (*e.g.* Alopatría o Simpatría), lo relevante es que la diferenciación sea mediada por selección divergente.

Reforzamiento

Es posible que luego que la especiación ha ocurrido, y han operado entonces las fuerzas que generan la divergencia interespecífica (*e.g.* aislamiento geográfico, deriva génica, mutación, selección), las poblaciones que han divergido recientemente podrían volver a estar en contacto y tener la oportunidad de entrecruzarse. ¿Qué ocurre con la hibridación?. Freeman y Herron (2007) mencionan que es posible tanto en plantas como animales, al producirse hibridación entre especies cercanas se podría obtener descendencia fértil. Es claro, entonces que el "destino" de las nuevas especies tiene estrecha relación con el "destino" de estos "híbridos", pues puede darse el caso que el hibrido se entrecruce con las especies parentales y pueda reducir la adecuación biológica de las poblaciones parentales. El genetista Theodosius Dobzhansky menciona que debería existir una fuerte selección en contra de los híbridos, reduciendo su adecuación biológica, a esto lo denominó **reforzamiento**. En este sentido entonces, el reforzamiento debería llevar a finalizar el proceso de especiación, generando entonces un aislamiento reproductivo completo.

La hipótesis del reforzamiento, predice que cuando dos especies cercanas hibridan, deberían existir mecanismos que eviten que la hibridación ocurra. En este sentido, deberían existir mecanismos pre-cigóticos, por ejemplo divergencia conductual que impida que en el cortejo del macho a la hembra, éstos se reconozcan, y si esto no opera, deberían existir mecanismos post-cigóticos, por ej. la inviabilidad de los híbridos. Coyne y Orr (1997), examinaron en moscas del genero *Drosophila* datos de especies hermanas que vivían en alopatría y simpatría. Estos autores estimaron distancias genéticas y compararon estas distancias con el grado de aislamiento pre-cigótico y post-cigótico. Los resultados mostraron que el aislamiento pre-cigótico evoluciona más rápido cuando en especies simpátricas que en especies alopátricas. Lo que esta en acuerdo con las predicciones de la hipótesis del reforzamiento.

Radiación Adaptativa

Una radiación adaptativa ocurre cuando un grupo de organismos a partir de una especie ancestral rápidamente diversifica en un numero alto de especies descendientes que ocupan una amplia variedad de nichos ecológicos. Este proceso requiere para ser exitoso de aislamiento geográfico, ausencia de depredadores y heterogeneidad ambiental. En todos estos procesos lo relevante es que la radiación se produce por la presencia de una adaptación clave que le permite a los organismos utilizar un nuevo nicho y generar entonces una radiación adaptativa. Entre los casos más notables se puede documentar la colonización de las islas oceánicas (*e.g.* Hawai, Canarias y Galápagos) o la colonización de zonas montañosas.

Un ejemplo muy estudiado últimamente corresponde a los peces cíclidos. En lugares como el Lago Malawi, en Africa estos peces han evolucionado dando origen a varias especies que evidencian distintas adaptaciones e incluyen especies que son filtradores, otras que se alimentan de caracoles, parásitos de cría, herbívoros y otros peces (Fig. 5).

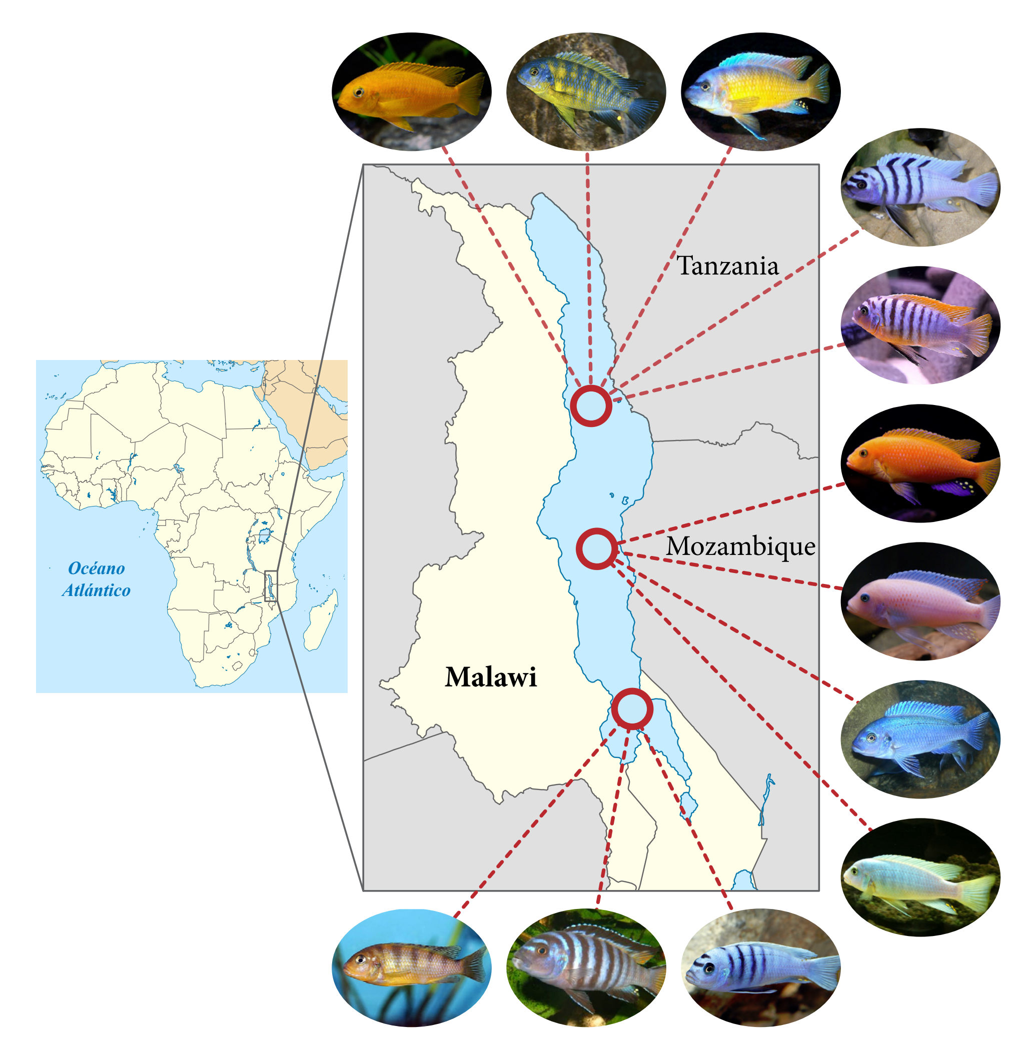


Figura 5. Radiación adaptativa en el Lago Malawi, se puede observar en tres sitios distintos del Lago, que se han generado de modo independiente nuevas especies a partir de una especie ancestral única en cada caso.

Conclusiones

En este capítulo se han examinado los conceptos de especie más utilizados, mostrando como el concepto de especie a usar, dependerá del investigador y el contexto en que se aplique el mismo. De los conceptos de especie analizados, el concepto filogenético, es el que resulta más inclusivo y general para todos los casos. Adicionalmente, se discutió como se originan las especies, enfatizando el contexto geográfico (alopatría o simpatria) o el contexto adaptativo divergente (especiación ecológica). A la fecha, la especiación por alopatría resulta ser el mecanismo mejor documentado. Se discutió además, la importancia del refor-

zamiento, como paso final para que la especiación culmine adecuadamente. Finalmente se ha examinado el concepto de radiación adaptativa, discutiéndose los casos más conocidos de este proceso.

Glosario

Aislamiento reproductivo: los mecanismos de aislamiento reproductivo son las barreras que impiden el flujo génico entre dos especies. Se clasifican en precigóticos y postcigóticos.

Especiación Alopátrica: es el proceso que lleva a que se produce cuando una población se separa en dos grupos por aislamiento geográfico (barrera). Ambos grupos divergen en el tiempo generando dos nuevas especies.

Especiación Ecológica: proceso por el cual barreras al flujo génico evolucionan entre poblaciones como resultado de selección ecológica divergente mediada por diferencias entre ambientes. Este proceso puede ser en alopatria o simpatria.

Especiación Simpátrica: es el proceso que lleva a la formación de una especie sin la existencia de una barrera geográfica entre poblaciones. Puede darse por poliploidia o segregación en torno al uso de un recurso (*e.g.* selección sexual).

Especie: un linaje único de poblaciones de organismos descendientes de un ancestro común y que mantiene su identidad evolutiva a través de su devenir histórico.

Monofilia: grupo constituido por el ancestro y todos sus descendientes. Es también conocido como clado.

Radiación Adaptativa: proceso que implica la rápida especiación de una o varias especies que ocupan distintos nichos ecológicos a partir de una sola especie.

Reforzamiento: un mecanismo de selección en contra de los híbridos, se manifiesta en una reducción su adecuación biológica. Como resultado final debería llevar a la diferenciación de dos especies.

Bibliografía

Coyne J.E. & H.A. Orr. 2004. *Speciation*. Sinauer Associates, 545 pp.

Eldredge N. & S.J. Gould. 1977. Punctuated Equilibria: The Tempo and Mode of Evolution Reconsidered. *Paleobiology* 3(2): 115–151.

Freeman S. & J.C. Herron. 2007. *Evolutionary analysis.* 4th ed. Upper Saddle River, NJ: Pearson

Gallardo M.H. 2011. *Evolución: El curso de la vida*. Editorial Médica Panamericana, Argentina. 504 pp.

Mayr E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Harvard University Press.

Mayr E. & P. Ashlock. 1991. *Principles of Systematic Zoology*. 2nd ed. McGraw-Hill, New York. 475 pp.

Nosil P. 2012. *Ecological speciation*. Oxford University Press, Oxford

Schluter D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. Oxford University Press, Oxford. 304 pp.

Schluter D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends Ecol. Evol.* 16: 372–380.

Wiley E.O. & B.S. Liberman. 2011. *Phylogenetics. Theory and Practice of Phylogenetic Systematics.* 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.

Capítulo 11

Filogenia y método comparado: El estudio de la evolución de los rasgos

Christian M. Ibáñez y Marco A. Méndez

Laboratorio de Genética y Evolución,
Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Palabras Claves: Biología comparativa, ancestría común, clado, métodos filogenéticos, señal filogénetica, adaptación.

Introducción

La biodiversidad que hoy se encuentra en la Tierra es el resultado de cuatro mil millones de años de evolución, y se ha estimado que representa menos del 1% de las especies que han existido alguna vez en nuestro planeta. Ordenar y clasificar nuestra biodiversidad es una tarea enorme y difícil, pero existen métodos rigurosos que nos ayudan a comprender las relaciones entre los organismos y así poder clasificarlos. Esta disciplina se conoce como "Sistemática Filogenética" y ha perdurado por más de 60 años en la comunidad científica. Los sistemáticos filogenéticos utilizan las relaciones evolutivas entre las especies por medio de cladogramas o árboles filogenéticos para proponer clasificaciones. Los biólogos evolutivos han desarrollado métodos de "reconstrucción" del árbol de la vida, a través de la estimación de las relaciones filogenéticas o genealógicas entre los organismos en donde podemos visualizar gráficamente como las especies comparten ancestros recientes y lejanos.

La representación resultante de las relaciones filogenéticas no sólo es una base importante para la comprensión de muchos aspectos de la historia evolutiva y la clasificación de un grupo, sino que nos indica los procesos por los que distintos rasgos han evolucionado. Una filogenia es considerada una hipótesis sobre la historia evolutiva de un grupo de organismos, ya que es aceptada hasta que tengamos nueva evidencia que la modifique.

Desarrollo

El objetivo de los análisis filogenéticos es estimar la filogenia de un grupo, ésta se representa en un árbol filogenético, que nos indica las relaciones ancestro-descendiente y por ende, la historia evolutiva del grupo en estudio. Los árboles filogenéticos pueden ser estimados mediantes diferentes algoritmos (*e.g.* Parsimonia, Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana), todos poseen una terminología propia y cada parte tiene su nombre (Fig. 1). Una forma de inferir una hipótesis filogenética es mediante la búsqueda de homologías entre las especies (indicios de descendencia con modificación; ver Capítulo 4), ya sea utilizando caracteres morfológicos o moleculares (ver Capítulo 4) o ambos. Las "homologías" de los caracteres reflejan el grado de parentesco entre los organismos (relación ancestro-descendiente). Desde el punto de vista evolutivo, las homologías son evidencias de descendencia común, es decir, caracteres que presentan los organismos que pertenecen a un mismo linaje. Adicionalmente, es posible que los organismos muestren similitudes, pero debido a la ancestría, en ese caso se denominan "analogías u homoplasias". Por ejemplo órganos que cumplen funciones parecidas por medios semejantes, sin tener el mismo origen evolutivo (*e.g.* convergencias y/o paralelismos, ver Capítulo 4).

De la misma forma, independiente del método, podemos encontrar distintos tipos de grupos en un árbol (Fig. 2). Un grupo "Monofilético" es un grupo de especies que contiene

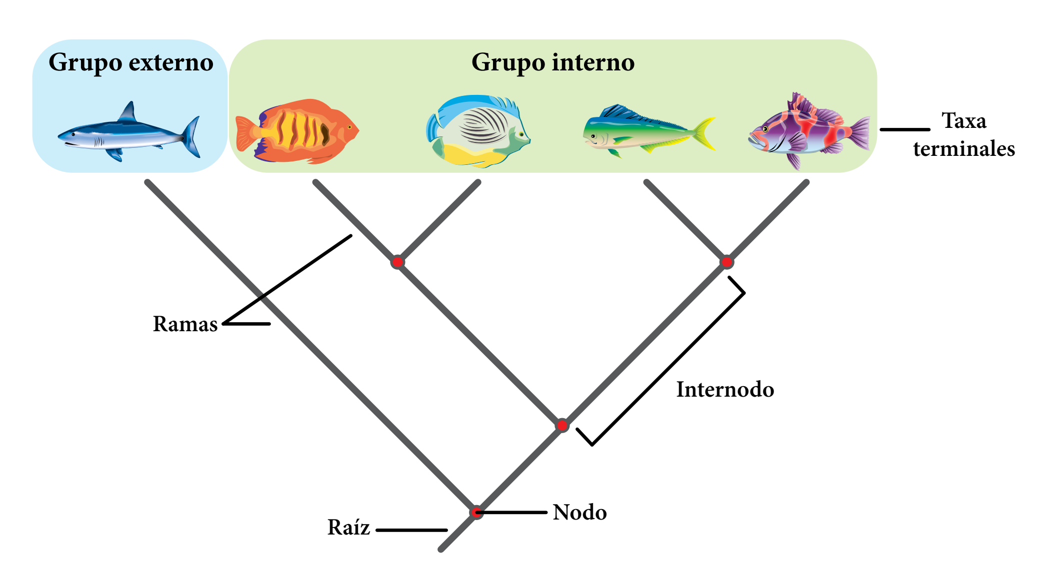


Figura 1. Nomenclatura de los árboles filogenéticos.

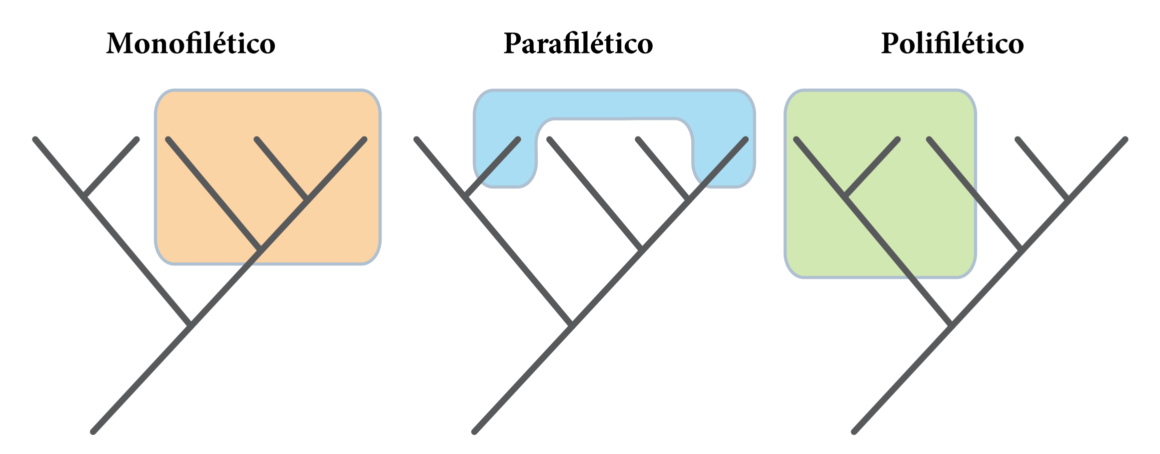


Figura 2. Tipos de relaciones entre especies en un árbol filogenético.

al ancestro y todos sus descendientes, mientras que un grupo "Polifilético" representa a un grupo cuyos miembros son derivados de dos o más ancestros. Alternativamente puede existir un grupo "Parafilético" que corresponde a un grupo que excluye algunos miembros que comparten un ancestro común. El ejemplo clásico lo constituye la clase "Aves". Este grupo artificial no es monofilético ya que las aves son el grupo hermano de los dinosaurios, así la clase aves corresponderían a un grupo parafilético, pues excluye a los dinosaurios (Fig. 3). Del mismo modo la clase Reptilia correspondería a un grupo Monofilético e incluiría a: las tortugas, las aves, los dinosaurios y los lagartos.

Al estudiar las relaciones filogenéticas entre taxa vivientes, encontramos que algunos comparten un ancestro común más reciente en comparación a otras especies, por lo tanto

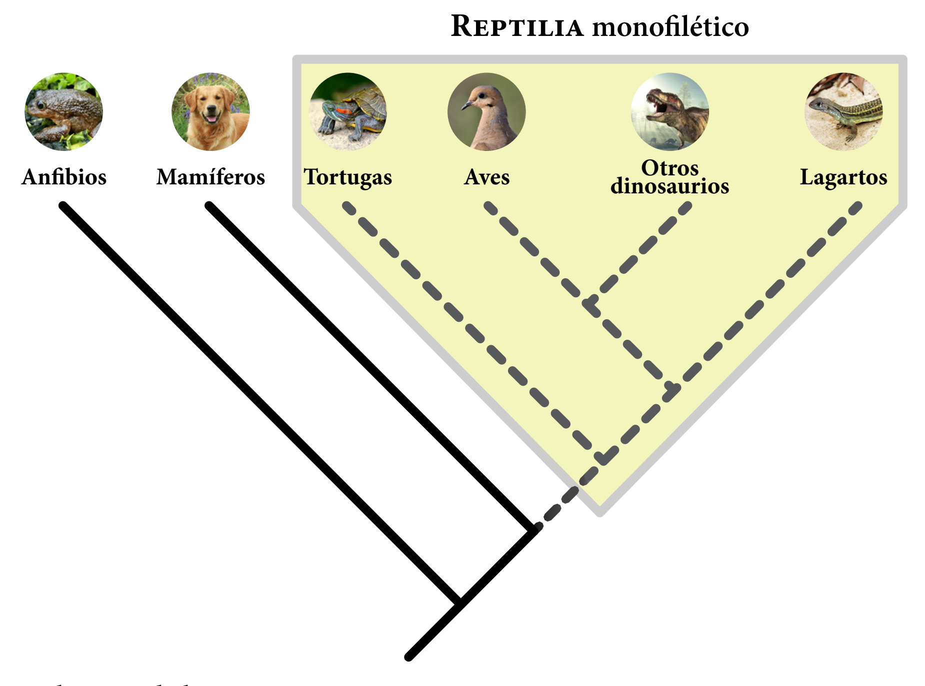


Figura 3. Filogenia de las aves.

tienen diferentes grados de homología. Esta condición es utilizada para reconstruir los árboles filogenéticos. Por ejemplo, para construir el árbol filogenético de la Figura 1 debemos estudiar los caracteres homólogos de las especies (*e.g.* cabeza, aletas, cola) y como estos difieren entre especies o como se presentan dichos estados de los caracteres (*e.g.* cabezas pequeñas, largas o altas). Por lo tanto podemos utilizar los caracteres para inferir como ocurrió la evolución de cierto linaje. En algunos casos algunos estados desaparecen y aparecen nuevamente, lo que llamamos reversiones o algunos estados no cambian entre especies, lo que nombramos como invariables. En el caso del ADN también podemos evidenciar sitios invariantes y variables, debido a diferentes grados de homología, pero en este caso podemos estudiar la variación de miles de pares de bases con solo cuatro estados del carácter (A, C, G, T). Las secuencias de ADN han generado que muchos investigadores desarrollen sofisticados modelos de cómo evolucionan estos nucleótidos en diferentes tipos de organismos. Estos grandes avances, sumados al desarrollo exponencial de las computadoras y su capacidad de cómputo, han ayudado a los sistemáticos y biólogos evolutivos a reconstruir nuevas y mejores hipótesis filogenéticas.

Los métodos más utilizados para reconstruir los árboles filogenéticos se basan en sofisticados algoritmos que permiten poner a prueba la hipótesis de monofilia en diversos grupos de organismos. El método más antiguo y más ampliamente usado es el de la Parsimonia. La parsimonia es un pensamiento filosófico en el cual la solución más simple es aceptada sobre la más compleja. En este caso el árbol filogenético más parsimonioso, será aquel que presente el menor número de pasos evolutivos. Otro método más complejo está basado en las probabilidades cocido como "Máxima Verosimilitud". En estadística, la estimación por máxima verosimilitud es un procedimiento probabilístico para ajustar un modelo y encontrar sus parámetros dado un conjunto de observaciones (datos u observaciones). En este caso encontrar el árbol más probable según los datos (secuencia nucleotídica) bajo un árbol dado y un modelo especificado para los cambios en el ADN. Finalmente, lo más reciente se ha desarrollado durante este siglo utilizando la "Inferencia Bayesiana". Es una teoría de la inferencia estadística basada en la idea racional de acumulación de conocimientos científicos. Los modelos estadísticos y los parámetros del modelo son considerados como variables aleatorias, y el análisis estadístico utiliza los datos (observaciones) para actualizar una distribución de probabilidad *a priori* de estos parámetros a una distribución de probabilidad *a posteriori*. En términos filogenéticos la Inferencia Bayesiana estima la probabilidad de qué tan bien los árboles filogenéticos son explicados por los datos (la matriz de caracteres) sobre una muestra de arboles, a diferencia de la máxima verosimilitud que solo considera un árbol.

Algunos sistemáticos prefieren utilizar un procedimiento conciliatorio al emplear los tres métodos, ya que si las topologías de los árboles obtenidos, usando los diferentes métodos, son concordantes, la hipótesis filogenética resultante es considerada robusta.

Biología Comparativa

La comparación entre especies (o linajes) conocida como "biología comparativa" es una de las disciplinas más antiguas y ampliamente utilizadas en todos los ámbitos de la biología evolutiva, incluyendo aspectos tan variados como el estudio de los ciclos de vida, la abundancia y distribución de los organismos, la morfología, la fisiología o la conducta. Los biólogos comparativos intentan comprender la diversidad y complejidad de la vida en todos los niveles, desde los genes hasta la anatomía, fisiología, comportamiento e incluso el rol de los organismos en los ecosistemas. Las comparaciones interespecíficas permiten comprender cómo la herencia ancestral (filogenia) y la selección natural (adaptación), han modificado los rasgos que observamos actualmente, generando hipótesis acerca de como han evolucionado y cuanto han cambiado.

Conocer las relaciones evolutivas (ancestro-descendiente) de un grupo de especies es una tarea clave en el estudio de la biología comparativa y la evolución biológica. Las relaciones ancestro-descendiente de las especies pueden ser reconstruidas con datos morfológicos y/o moleculares de linajes extintos y/o existentes y nos pueden ayudar más allá de la sistemática filogenética, que clasifica a los organismos vivos basándose en los árboles filogenéticos y no en las similitudes entre los taxa. Esto implica que las relaciones filogenéticas contienen información no solo de las relaciones ancestro-descendientes sino que también de cómo han evolucionado los rasgos que presentan estas especies. Las relaciones de parentesco entre diferentes especies se pueden representar de manera grafica en un árbol filogenético, el que puede ser inferido con diferentes técnicas filogenéticas y modelos evolutivos (Figura 1).

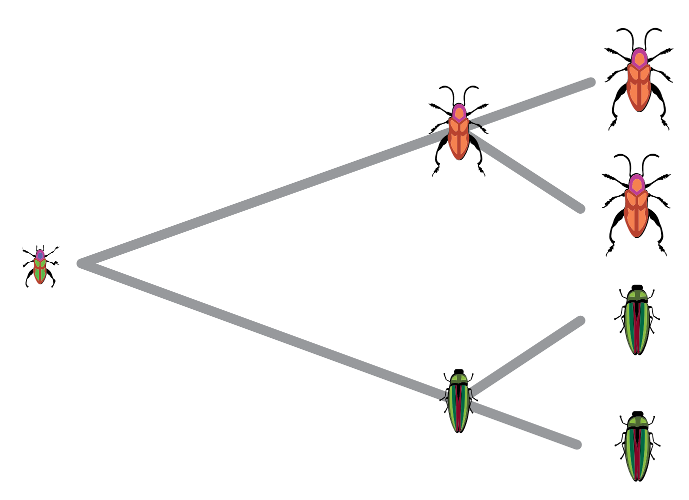


Figura 4. Representación de un árbol filogenético de un grupo de insectos. En este árbol se puede observar dos clados o grupos monofiléticos, y en cada nodo el ancestro de cada uno, nótese que la reconstrucción filogenética infiere que en ambos casos los ancestros eran de menor tamaño corporal que las especies de la actualidad, sugiriendo que el tamaño corporal mayor ha evolucionado por procesos adaptativos recientes. Nótese además que el estado ancestral en la base del árbol corresponde a una especie que reúne características mixtas y un pequeño tamaño corporal.

Cuando observamos la conducta reproductiva, las técnicas de caza o la morfología de especies emparentadas, nos preguntamos ¿Por qué las especies más emparentadas filogenéticamente, tienden en general a parecerse más entre sí en ciertas características (conducta, ecología) respecto a especies no emparentadas? Esto nos hace pensar que las reconstrucciones filogenéticas no solo reflejan la relación de ancestro-descendencia, sino también que guardan valiosa información sobre las características pasadas y presentes de los linajes de interés.

Los biólogos comparativos a menudo se enfrentan a un enorme desafío: para evaluar sus preguntas, necesitan conocer con detalle las filogenias de los grupos en los que trabajan,un tópico que hasta ahora tradicionalmente ha interesado a los sistemáticos. Sin embargo, dado que los esfuerzos encaminados a estudiar la existencia de los efectos filogenéticos no pueden obviarse, el conocer la filogenia del grupo, es un requisito esencial para los estudios comparativos. De este modo, para estudiar un grupo de especies e inferir patrones evolutivos se debe considerar la historia filogenética del grupo en estudio.

En el caso particular de la evolución de rasgos ecológicos (*e.g.* ámbito de hogar, canto nupcial), el uso de los métodos comparativos pueden ayudarnos a estimar cuanto del patrón observado es atribuible a la historia filogenética y cuanto a procesos adaptativos que operan en las poblaciones locales en tiempo reciente.

Basándose en rasgos fenotípicos de una serie de especies e información sobre su historia evolutiva se puede inferir el posible fenotipo de los ancestros, reconstruyendo en que parte de la filogenia (*i.e.* en que posición en el árbol filogenético) aparece el carácter y como éste ha evolucionado (*i.e.* como cambia en el árbol filogenético el rasgo).

Desde el punto de vista metodológico, el método comparativo filogenético permite inferir los "estados ancestrales" de rasgos utilizando la información que conocemos en las especies actuales y su filogenia. En términos generales a) si hay señal filogenética o no, es decir medir el efecto de la filogenia sobre la evolución de los rasgos (señal filogenética), b) la dirección y magnitud de los cambios evolutivos observados y/o c) estudiar la evolución correlacionada entre rasgos. Para todas estas metodologías existe una gama de análisis estadísticos de diferente nivel de complejidad y precisión, que nos permiten evaluar hipótesis de evolución de rasgos, adaptación o co-evolución.

Es común encontrar en la literatura de los trabajos científicos que estudian la adaptación en un contexto inter-específico, que las hipótesis de adaptación son a menudo respondidas con hipótesis *ad-hoc*, no siempre sustentadas en la filogenia. En muchos casos el rasgo adaptativo que explicaría el patrón observado, podría haber aparecido en los ancestros y ser heredado, por lo tanto el estudio de las adaptaciones deberían incorporar la historia del li-

naje en estudio.Un ejemplo interesante es proporcionado por Charles Darwin (1809–1882), quien concluyó que un problema biológico tratado tradicionalmente como una adaptación, no lo era si se consideraba la historia evolutiva del rasgo. Darwin observó que era común argumentar que la existencia de suturas en los cráneos de mamíferos recién nacidos constituían una adaptación para facilitar la salida del feto durante parto. Para Darwin era claro, la ventaja de este rasgo y que resultaba indispensable para el nacimiento. Sin embargo, a Darwin le llamó la atención el hecho que este tipo de suturas, ocurren también en el cráneo de aves y reptiles, cuyas crías sólo tienen que salir de un huevo. Fue posible entonces inferir que esterasgo habría surgido a partir de las leyes de crecimiento, y que adicionalmente, y en forma secundaria útil en el parto de los mamíferos. En este caso es muy probable que las suturas del cráneo de los mamíferos representen una herencia filogenética de sus ancestros vertebrados y no representan una adaptación directa al parto. En este contexto y para responder preguntas de este tipo, es que resulta relevante conocer la historia filogenética del linaje para evaluar hipótesis sobre rasgos adaptativos. Entonces, si pudiéramos reconstruir los estados ancestrales de los cráneos de todos los vertebrados, podríamos encontrar donde y cuando aparecen estas suturas e interpretar la historia de este rasgo. Es precisamente, ésta la finalidad del método comparativo filogenético.

Examinemos otro ejemplo, ésta vez en el ámbito de la ecología de la conducta. A lo largode las últimas décadas esta disciplina y la biología evolutiva han interactuado combinando los datos ecológicos y etológicos con hipótesis filogenéticas. La ecología de la conducta trata de comprender cómo han co-evolucionado la ecología y el comportamiento, lo que requiere con frecuencia situar los caracteres en estudio en un contexto filogenético. Por ejemplo, para explicar, el origen y evolución delos rasgos exagerados que exhiben los machos para atraer a las hembras (*e.g.* la cola del pavo real, los cuernos del alce), se han puesto aprueba modelos de selección sexual. En estos estudios donde se utiliza la información conductual de selección de machos por parte de las hembras, se ha encontrado que la selección de rasgos exagerados en algunas especies (colas exageradas en el caso de las aves) se debería a que los ancestros presentaban estos rasgos, por lo tanto existiría un evento (o más) de selección pre-existente, que habría ocurrido en el pasado y no en la actualidad. Es interesante, el evidenciar que este tipo de preguntas requiere de la información filogenética para ser respondidas y llegar a conclusiones que consideren toda la evidencia disponible (actual e histórica).

Un último ejemplo, puede ilustrarnos acerca de la importancia de los estudios comparativos interespecíficos, esta vez en el campo de la ecología fisiológica o ecofisiología. Los investigadores de esta área estudian por ejemplo la relación existente entre la tasa metabólica específica (por unidad de peso) u otra característica fisiológica y el ambiente en que distintas especies de animales viven. Fue muy frecuentemente en esta disciplina, que para responder sus preguntas compararan sus hallazgos con datos de la literatura. Por ejemplo, en estos es-

tudios se ha postulado que las especies de tamaño corporal grande tienen un metabolismo menor que las especies de menor tamaño corporal, lo que gráficamente se podría observar como una correlación negativa o inversa (Figura 2). Pero que ocurre si ¿un grupo de especies de tamaño corporal grande han evolucionado de ancestros de tamaño grande? o ¿podrían las especies de pequeño tamaño corporal haber evolucionado de ancestros pequeños y que presentarán altas tasas metabólicas?, si nuestra respuesta es sí a ambas preguntas entonces no podemos comparar estos resultados sin la incorporación de la filogenia del grupo en estudio.

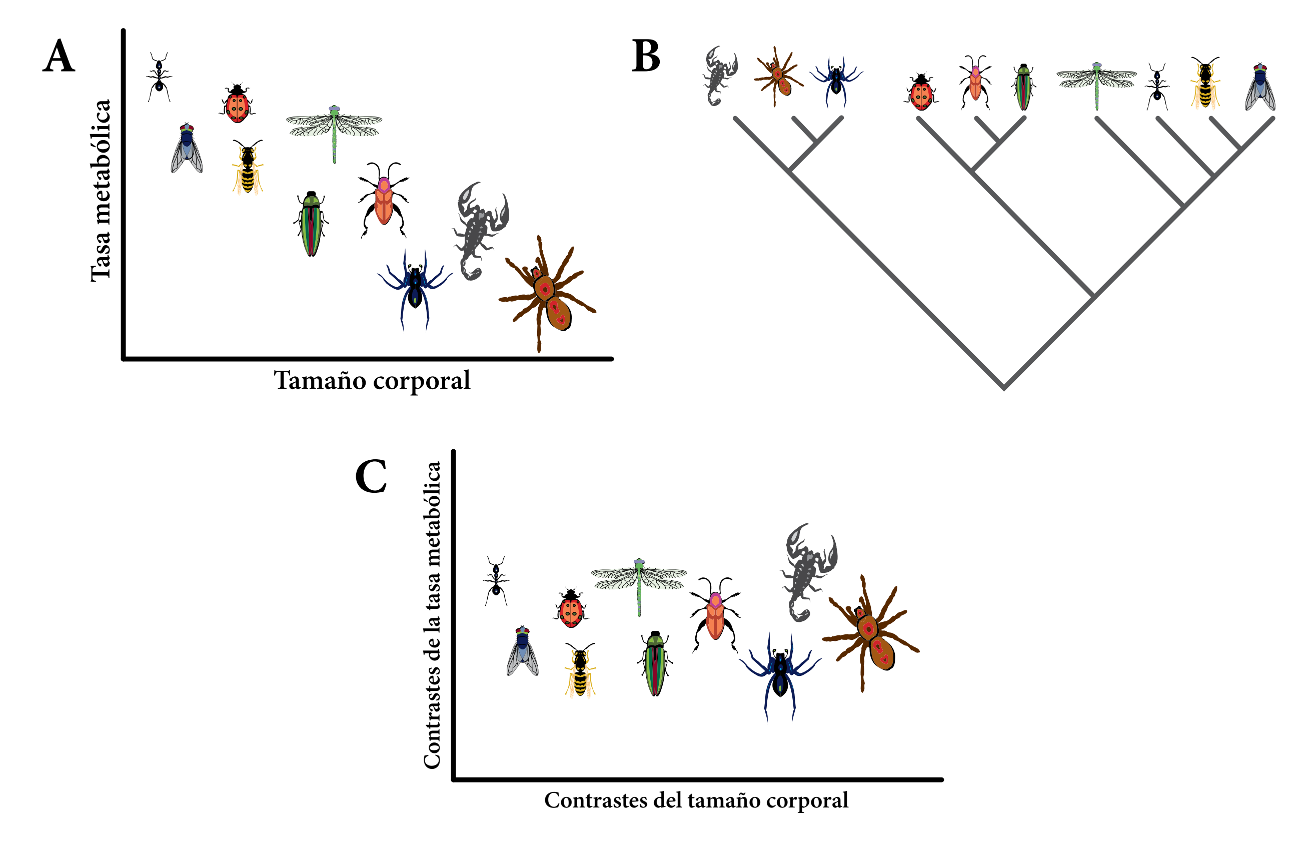


Figura 5. Relación entre el tamaño corporal y la tasa metabólica específica (TME) en un grupo de insectos. **A** Se puede observar que la relación tiene una pendiente negativa, mostrando que a medida que se aumenta de tamaño corporal la TME tiende a disminuir. **B** Si se evalúa la variación del tamaño corporal y la TME, considerando la filogenia del grupo, se puede observar que ambos rasgos muestran señal filogenética, evidenciando que el tamaño corporal y la TME, serían mejor explicados por atributos de sus ancestros. **C** Muestra como es la relación entre ambos rasgos al corregir el efecto filogenético (contrastes), lo que implica que la correlación negativa desaparece.

Conclusiones

Las reconstrucciones filogenéticas son fundamentales para comprender como han evolucionado diferentes linajes de organismos. Los estudios de biología comparativa actualmente incorporan las relaciones filogenéticas de las especies que se están estudiando. El

método comparado nos ayuda a entender cuanto de la evolución es debido a la herencia filogenética y cuanto es debido a la adaptación de los organismos al medio ambiente en los estudios comparativos interespecíficos. Cada vez son más los estudios que requieren de información filogenética para entender como han evolucionado los seres vivos.

Glosario

Adecuación biológica o Adaptación: éxito reproductivo de un genotipo comparado con otro genotipo de la población, por lo que es la contribución media de un alelo o genotipo a la siguiente generación o las generaciones venideras.

Clado: agrupación de descendientes (vivos y extintos) que comparten un antepasado común. En un árbol filogenético cada una de las ramas que agrupa a los seres vivos.

Filogenia: la historia de descendencia de un grupo de taxa tales como especies procedentes de sus ancestros comunes, incluyendo el orden de ramificación, y los tiempos de divergencia.

Señal filogenética: efecto de la historia evolutiva en la expresión de un rasgo, puede variar desde 0 (sin efecto) a 1 (efecto máximo).

Sistemática: área de la biología encargada de clasificar a las especies a partir de su historia evolutiva (filogenia) en un plano descriptivo e interpretativo.

Tasa metabólica específica (TME): consumo de oxígeno por gramo de peso corporal.

Taxa: un grupo de organismos relacionados genealógicamente, que bajo una clasificación dada han sido agrupados, asignándole un nombre en latín, una descripción si es una especie y un tipo.

Bibliografía

Darwin C. 1859. El origen de las especies por medio de la selección natural.

Díaz J.A. 2001. El Método Comparativo en Biología Evolutiva. *Etología* 19–20: 37–82.

Futuyma, D. 2009. *Evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A.

Gallardo M.H. 2011. *Evolución: el curso de la vida*. Editorial Médica Panamericana, Buenos Aires

Harvey P.H. & M.D. Pagel. 1991. *The comparative method in evolutionary biology*. Oxford University Press, Oxford.

Peña C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología* 18(2): 265–267.

Rezende E.L. & T. Garland, Jr. 2003. Comparaciones interespecíficas y métodos estadísticos filogenéticos. En: F. Bozinovic (ed.). *Fisiología Ecológica & Evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

Wiley E.O. & B.S. Liberman. 2011. *Phylogenetics. Theory and Practice of Phylogenetic Systematics.* 2nd ed. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey.

Capítulo 12

Evolución y desarrollo

Gonzalo Collado
Departamento de Ciencias Básicas,
Facultad de Ciencias, Universidad del Bío-Bío

Palabras Claves: Neotenia, progénesis, pedomorfosis, postdesplazamiento, ortogénesis, protostomado, deuterostomado.

Introducción

Primeras concepciones y descubrimientos

Como ocurre en muchos ámbitos de la ciencia occidental, la historia de la biología evolutiva del desarrollo se remonta a la antigua Grecia, donde Empédocles (c. 490–430 a.C.) estableció un paralelismo entre el desarrollo ontogenético y la organización del universo. El concepto filosófico de escala natural, o *Scala Naturae*, se basa en La Escalera de Jacob de la Biblia y en los escritos de Aristóteles (384–322 a.C.). Sostiene que todos los organismos pueden ser ordenados de una manera lineal, continua, ascendente y progresiva desde las formas más simples a las más complejas con, por supuesto, el ser humano al tope. Charles Bonnet (1720–1793), naturalista suizo, fue uno de los principales defensores de la *Scala naturae* (Fig. 1). Si bien esta línea de pensamiento es predarwiniana, representando simplemente la creación divina, estableció un paralelismo entre el desarrollo ontogenético

y la organización de los seres vivos. Para Aristóteles, los seres vivos permanecían iguales e inmutables desde el comienzo de su existencia y, por tanto, no sufrían cambio alguno, no evolucionaban.

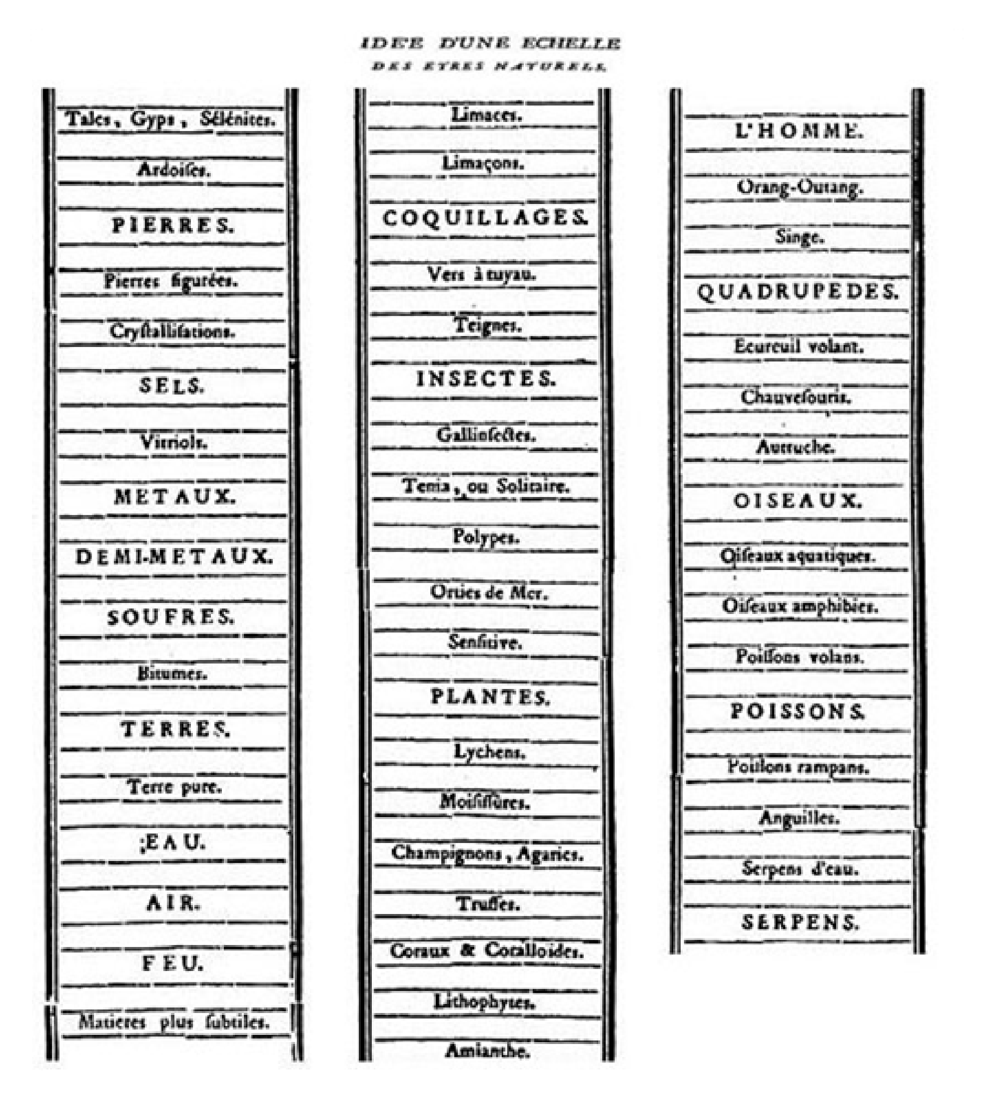


Figura 1. La *scala naturae* de Charles Bonnet. La figura original publicada por Bonnet (1745) en su *Traité d'Insectologie; ou Observations sur les pucerons* (Tratado de insectología; u observaciones sobre los pulgones) es continua de izquierda a derecha, con el hombre (*L' Homme*) al tope. Aquí se recortó en tres secciones.

Aristóteles, el padre de la zoología, fue el primero en estudiar a simple vista el desarrollo del pollo, pero las descripciones detalladas llegaron en el siglo XVII, con los trabajos de Fabricio, Harvey y Malpighi en el siglo XVIII (Storer & Usinger 1960). Aristóteles observó la posición del embrión del pollo en la yema de huevo, el punto palpitante en el día tercero, la formación del cuerpo y los ojos, las venas en la yema de huevo y las membranas embrionarias, de la cuales distinguió dos (Russell 1916). Aristóteles también esbozó un sistema de clasificación, agrupando al hombre, simios, monos y ballenas como animales vivíparos y a las aves, anfibios, reptiles, serpientes y peces entre los ovíparos (Storer & Usinger 1960).

Desarrollo

La ley de Meckel-Serres y la Teoría de la Recapitulación

La ley de Meckel-Serres fue la primera propuesta formal en favor de la teoría de la recapitulación. Su nombre se debe al biólogo escocés Edward Stuart Russell (1887–1954), quien en su libro *Form and Function* (1916) hizo un reconocimiento a dos de sus más destacados proponentes, el anatomista y embriólogo alemán Johann Friedrich Meckel (1781–1833) (Fig. 2A) y el médico y embriólogo francés Étienne Serres (1786–1868) (Fig. 2B). De esta manera, Ernst Haeckel (1834–1919) (Fig. 2C), médico y naturalista alemán, no fue el descubridor original de la ley de la recapitulación (Russell 1916). Según Schmitt (2006), el trabajo de Serres fue muy influenciado tanto por Georges Cuvier como por Louis Agassiz y su maestro Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, por lo que se opuso naturalmente a la teoría de la evolución de Charles Darwin. Por otro lado, influenciado por las ideas de Cuvier, Meckel defendió la secuencia progresiva de la *Scala Naturae*. La ley de Meckel-Serres establece en teoría un paralelismo entre el desarrollo ontogenético de los seres vivos y la *Scala Naturae*. La ley expresa la idea de que los animales superiores en su ontogenia repiten la organización del organismo adulto de los animales inferiores en la escala (Russell 1916). Se trata de una comparación entre las formas adultas de animales inferiores y el estadio embriológico correspondiente de animales de nivel de organización superior. Dicho de otro modo, postula la idea de unidad del plan de organización en el reino animal con un único tipo de cuerpo unificado, y que durante el desarrollo, los órganos de animales superiores asimilan la forma de órganos comparables en animales inferiores.

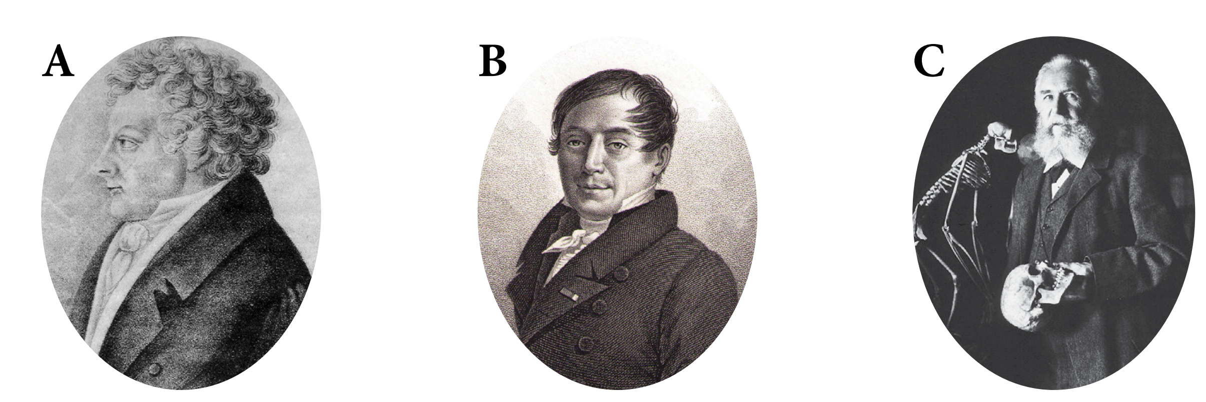


Figura 2. Retrato de Johann Friedrich Meckel (**A**), Étienne Serres (**B**) y Ernst Haeckel (**C**).

La vinculación directa entre evolución y desarrollo no tiene lugar hasta el desarrollo formal de la teoría de la recapitulación extendida por Haeckel, también conocida como ley biogenética o paralelismo embriológico, la cual se resume frecuentemente en la frase clásica "***la ontogenia recapitula la filogenia***". Es una teoría que postula que en el desarrollo del embrión hasta el adulto los animales pasan por etapas parecidas o representan etapas suce-

sivas en la evolución de sus antepasados remotos. De acuerdo a Haeckel, la ley biogenética fundamental propone que al observar el desarrollo de una especie se pueden identificar sus ancestros y reconstruir las relaciones de parentesco (árbol filogenético) entre los seres vivos. Es equivalente a decir que en el desarrollo de un embrión de una especie se repite completamente el desarrollo evolutivo que ha ocurrido en la historia de esa especie. Bajo esta visión, los estados embrionarios de una especie descendiente son representativos de formas adultas pasadas presentes en los ancestros.

El siguiente párrafo resume cómo esta teoría se aplica a los humanos: un feto humano comienza su desarrollo como una simple célula, exactamente del mismo modo en que debió comenzar la vida. Unos ocho días más tarde, la célula se ha convertido en una esfera hueca (la blástula) cuya morfología es similar a la de las esponjas. Seguidamente, la invaginación del embrión produce una estructura de dos capas en forma de copa (la gástrula) que recuerda a los celentéreos, como los corales y las medusas. Luego el embrión humano comienza a alargarse y, en treinta días, atraviesa fases en las que presenta branquias (agallas), cola y extremidades similares a aletas, típicas de los peces y los anfibios. Pronto, el embrión adopta una forma claramente propia de los mamíferos, pero hasta dos meses más tarde no se aprecia claramente que es un primate.

La teoría de la recapitulación haeckeliana no constituye una ley, debido a que colapsa de acuerdo a dos líneas de evidencia, la adición de nuevos estados del carácter en cualquier estado del desarrollo -adición no terminal en palabras de Gould (1977) y la pedomorfosis, un tipo de heterocronía, que incluye progénesis y neotenia, además del postdesplazamiento. Para entender el colapso de la ley haeckeliana es necesario revisar estos conceptos. Nuevos estados del carácter son por ejemplo, la placenta u otras estructuras fetales. Estos caracteres no están presentes en los anfibios ni en los peces por ejemplo ni pueden representar estructuras adultas en ningún período, la ley no se cumple. La heterocronía (del griego *hetero*, diferente y *chronos*, tiempo) es un cambio en la tasa (velocidad) y tiempos de los eventos del desarrollo. La pedomorfosis (del griego *paedo*, de un niño y *morphosis*, formación), propuesta por Garstang (1922), es la retención de caracteres juveniles de las especies ancestrales en individuos adultos de especies descendientes. Las especies neoténicas (del griego *neo*, 'joven' y *teinein*, 'extenderse') no recapitulan los estados adultos de sus ancestros, la ley tampoco se cumple. En este caso, el adulto de la especie descendiente se parece al juvenil del ancestro. Dicho de otro modo, es un fenómeno en que un individuo adulto de una especie descendiente mantiene algunas características juveniles presentes en su antepasado. Por ejemplo, el ajolote *Ambistoma mexicana* es una especie de salamandra que crece hasta el tamaño del adulto completo, madura sexualmente y se reproduce a la misma edad (respecto a sus ancestros), pero reteniendo ciertos caracteres larvales (rasgos presentes en el renacuajo), como por ejemplo la cola y las branquias. Esto significa que el ajolote crece hasta un tamaño

igual al del adulto ancestral con el cual el ajolote no recapitula, porque se reproduce en estado larval. De esta manera, la heterocronía afecta la evolución de la morfología al alterar las velocidades a las cuales se desarrollan diferentes partes del cuerpo, o al modificar los tiempos de comienzo o terminación del desarrollo de una parte de él (Campbell & Reece 2007). Analicemos ahora un ejemplo hipotético en un insecto. En la parte superior de la Figura 3 vemos el desarrollo ontogenético completo de la especie ancestral en un tiempo absoluto (a). Más abajo se ve el desarrollo ontogenético completo de una especie descendiente que cumple con la teoría de la recapitulación y otra que no. En b) el adulto de la especie descendiente tiene la característica antena con un desarrollo más prolongado que lo normal respecto de la especie antecesora, proceso conocido como peramorfosis (desarrollo exagerado de una característica en la especie descendiente con respecto a la especie ancestral). Todos los estados en la especie antecesora se presentan en la especie descendiente por lo que son recapitulados completamente, la ley se cumple. En c) el adulto de la especie descendiente no desarrolla las antenas como el adulto ancestral, se reproduce en un estado juvenil respecto de la especie antecesora, los estados ancestrales no son recapitulados completamente, la ley no se cumple. Aquí el adulto de la especie descendiente se parece a un estado juvenil del ancestro (pedomorfosis).

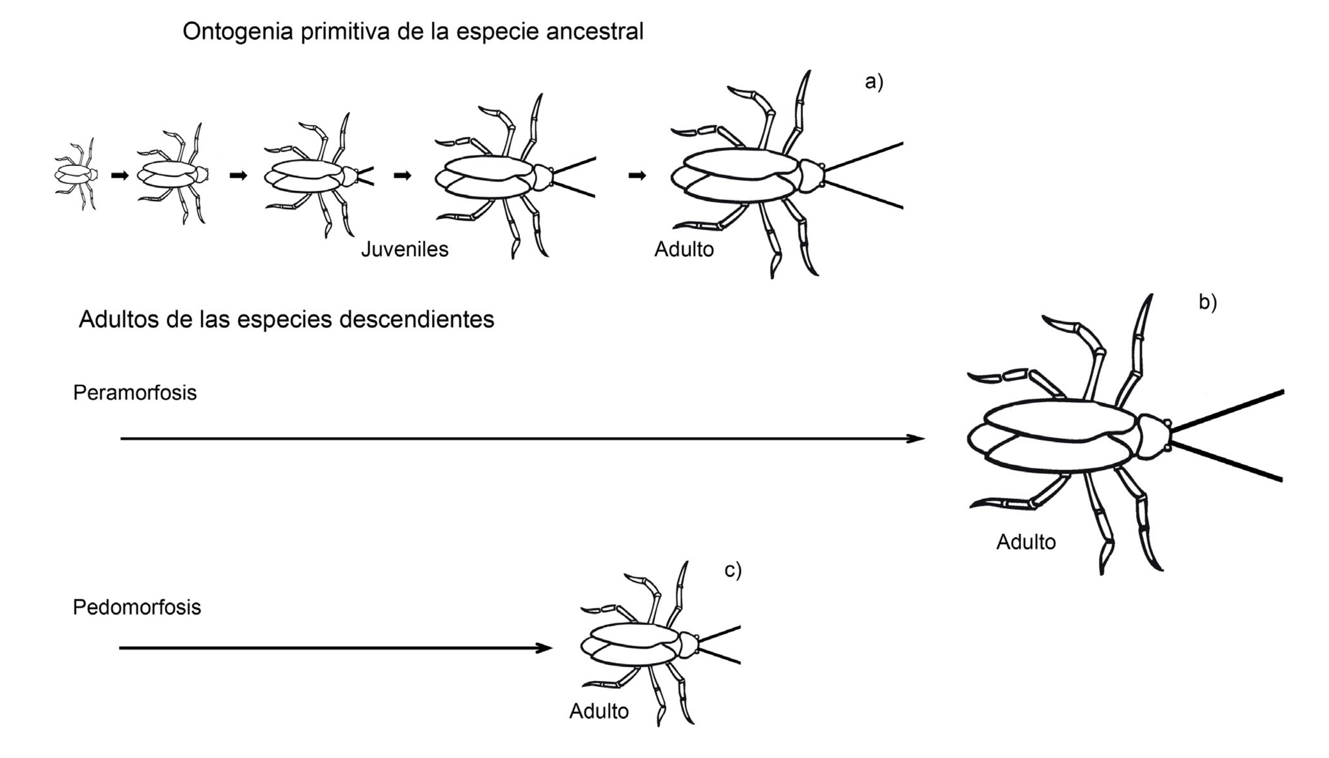


Figura 3. Diagrama que muestra que la teoría de la recapitulación haeckeliana no constituye una ley. **A** Ontogenia primitiva del ancestro. **B** Ontogenia de una especie descendiente que cumple con la teoría de la recapitulación por un proceso de peramorfosis. **C** Ontogenia de una especie descendiente que no cumple con la teoría de la recapitulación por pedomorfosis.

La teoría de la "preformación"

El preformismo, preformacionismo o teoría preformista postula que el desarrollo de un embrión es la consecuencia del crecimiento de un organismo que estaba ya preformado. Los que defendían que el animal preformado se encontraba en el espermatozoide eran los animaculistas mientras que los que lo situaban en el óvulo sin fecundar eran los ovistas. Los animalculistas llamaban al ser preformado homúnculo, palabra derivada del latín *humunculus*, que significa "hombrecillo" u "hombre pequeño". En la antigua Grecia, Leucipo de Mileto y Demócrito fueron los defensores más célebres del preformacionismo. Durante el renacimiento, esta teoría sostuvo un auge, en gran parte debido a los trabajos de Anton van Leeuwenhoek (holandés, 1632–1723) (Fig. 4A), quien construía sus propias lentes, algunas de hasta 270 aumentos. Este naturalista descubrió los espermatozoides contenidos en el líquido seminal de varias especies (Fig. 4B). Este descubrimiento impulsó la idea de que estas células estaban relacionadas con el origen de un nuevo individuo, además de remover, en su tiempo, los cimientos de la teoría de la generación espontánea. La resolución limitada de los primeros microscopios hizo parecer que la cabeza del espermatozoide contenía un hombre completo en miniatura en su interior. De esta manera, los espermistas llegaron a afirmar que el homúnculo (Fig. 4C) puesto al interior de una hembra podría crecer hasta su nacimiento.

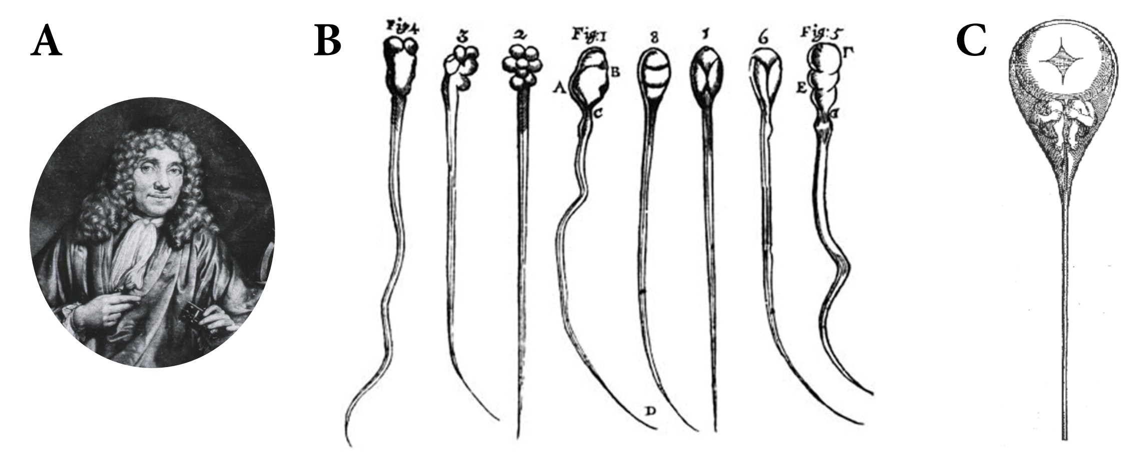


Figura 4. A Retrato de Anton van Leeuwenhoek. **B** Espermatozoides de conejo (1-4) y perro (5-8), diagramas de Leeuwenhoek (1677). **C** Diagrama del homúnculus de Nicolaas Hartsoeker.

En la misma década que van Leeuwenhoek descubrió los espermatozoides, Régnier de Graaf (holandés, 1641–1673) describió el folículo ovárico del cual se forma el óvulo humano, haciendo surgir la escuela de los ovistas. Entre muchos preformacionistas ovistas de la época, destacan Marcello Malpighi, Charles Bonnet, Antonio Vallisnieri, Albrecht von Haller, William Harvey y Lazzaro Spallanzani, que sostenían que el óvulo femenino era el que contenía el futuro ser humano en miniatura. Para estos, los animálculos del semen de los machos simplemente activaba el crecimiento del huevo. La disputa entre animalculistas o espermistas y ovistas generó ideas inverosímiles. Nicolaas Hartsoeker (holandés, 1656–1725)

por ejemplo creyó descubrir en 1694 el animálculo como un humanoide preformado dentro del espermatozoide (Fig. 4C). Se pensaba que cada homúnculo tenía dentro de sí otro ser humano perfectamente formado, pero más pequeño y que dentro de este había otro, y así sucesivamente; algunos ovistas llegaron a decir que Eva había contenido dentro de su cuerpo a todas las generaciones no nacidas que todavía estaban por venir, con cada huevo encajando perfectamente dentro de otro a la manera de las 'muñecas rusas'. Los espermistas hacia fines del siglo XVIII también argumentaban que los rasgos de los hijos provenían del padre mientras la madre sólo aportaba el útero y los nutrientes para el crecimiento del embrión. Al alcanzar el útero, el microscópico animálculo paterno —verdadero hombre en miniatura— se desplegaría o desenvolvería hasta alcanzar un tamaño mayor; ahora ya no era el ovario de Eva que contenía toda la humanidad, sino los testículos de Adán (Papavero *et al.* 1998).

La teoría de la gastraea

Esta teoría fue propuesta por Haeckel en 1874, modificada por Metschnikoff en 1887 y revisada por Hyman en 1940, por lo cual también se le conoce como la teoría del flagelado colonial (Gama-Fuertes 2007). La teoría de Haeckel ahora mejorada propone que un organismo metazoo ancestral se originó de un flagelado colonial esférico y hueco; se basa en los siguientes puntos (modificado de Gama-Fuertes 2007):

i. Los metazoos presentan células espermáticas flageladas.

ii. Los metazoos inferiores como las esponjas y cnidarios presentan células flageladas.

iii. Hay protistas flagelados de organización colonial que diferencian células reproductoras de las somáticas.

En la perspectiva de Haeckel, el estado de "gástrula", un estado temprano del desarrollo, era común a todos los metazoos, la cual surgía por invaginación a partir del estado de blástula (Fig. 5). De esta manera, la gastraea constituiría el organismo ancestral hipotético de los metazoa. *Volvox* es un género que ha sido incluido tradicionalmente en el Reino Protista, aunque clasificaciones más recientes lo consideran dentro del Reino Plantae. La diferenciación de las células reproductoras de las somáticas en *Volvox* lo acerca a un organismo multicelular con una estructura similar a una gástrula. El organismo hipotético de Haeckel sería equivalente al estadio de gástrula que ocurre durante en el desarrollo embrionario de muchos de los animales actuales. Una blástula típica es un estadio del desarrollo embrionario temprano compuesto de una masa de células de una sola capa que rodea una cavidad interna hueca, el blastocele (estados 6 y 16 en la Figura 5A). En una etapa más avanzada del desarrollo surge desde la pared de la blástula una hendidura (el blastoporo) por medio de la cual células cercanas comienzan a invaginarse hacia el interior de la cavidad revistiendo progresivamente la capa externa, como cuando se revierte un dedo de guante, generando

una estructura de dos capas, el ectodermo y el endodermo, al mismo tiempo que se oblitera el espacio interno o blastocele; la nueva cavidad interna ahora corresponde al arquénteron, futuro intestino, y la abertura remanente al blastoporo. Según Haeckel, el antecesor de todos los animales metazoos estaría formado por un organismo conformado por dos capas germinales, el ectodermo y endodermo, similar al estadio de gástrula del desarrollo embrionario temprano ya referido, que sería similar a *Volvox*.

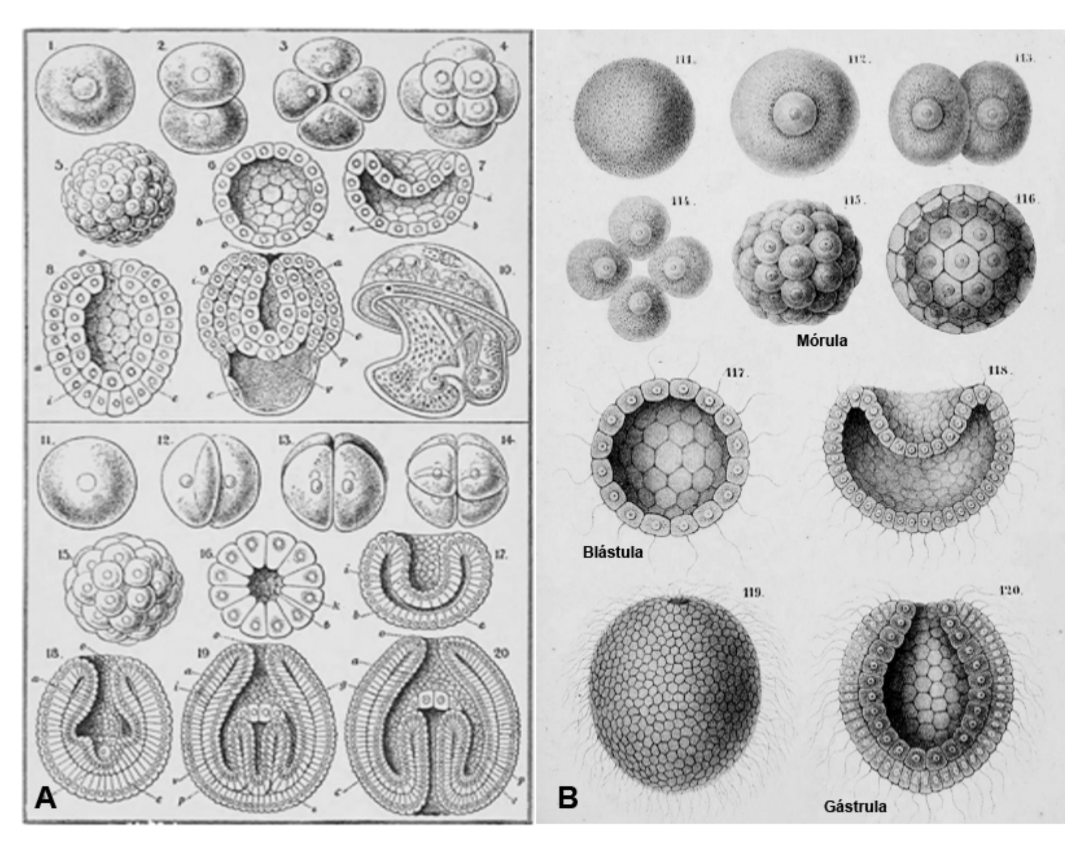


Figura 5. A Desarrollo en el caracol *Lymnaea* (1-10) y el gusano flecha *Saggitta* (11-20) donde se observa el estado común de gástrula (estados 8 y 17). **B** Primeros estados del desarrollo según Haeckel donde se observa la mórula, blástula y gástrula) (Modificado de Haeckel).

Según Russell (1916), Haeckel postuló cinco etapas primordiales (Fig. 5B), cada una de las cuales representa una forma primitiva ancestral que se repite con regularidad en el desarrollo temprano de todos los Metazoos. La monérula era el óvulo fecundado después de la desaparición de la vesícula germinal, equivalente a los mónera enucleados primordiales antepasados de todos los animales. El óvulo después de que el núcleo fue reconstituido se convirtió en la *cytula*, que era la contraparte ontogenética de la ameba (un protozoo). La mórula, un cúmulo de células en segmentación similar a una mora, correspondía a la *synaoeba*, o temprana asociación de células indiferenciadas ameboides para formar el primer organismo multicelular. La blástula, una esfera hueca de células en segmentación (división), por lo general ciliadas, era una reminiscencia de la planaea, una forma ancestral de nado libre cuyo pariente viviente más cercano es la esférica *Magosphaera*, un protozoo multice-

lular multiflagelado. La gástrula, por último, es el saco de doble capa formada a partir de la blástula. Según Haeckel, en los animales se repite la organización de la gastraea, que sería el antepasado común de todos los metazoos, y encuentra su homólogo viviente más cercano en las esponjas *Haliphysema* y *Gastrophysema*.

Las leyes de von Baer

Karl Ernst von Baer (alemán, 1792–1876), reconocido como el padre de la embriología, hizo de la embriología una ciencia (Russell 1916). Von Baer formuló las siguientes leyes basadas en la morfología comparada del desarrollo embrionario de los animales (Fig. 6) (modificado de Storer & Usinger 1960):

1. Los caracteres generales aparecen antes que los especiales.
2. Durante el desarrollo, los animales se apartan progresivamente de la forma de otros animales.
3. El embrión de un animal no pasa por estadios pertenecientes a otras especies animales sino que se separa de ellos.
4. Los estadios juveniles de un animal se parecen a los juveniles de otros animales inferiores en la escala, pero no a los adultos de estos animales.

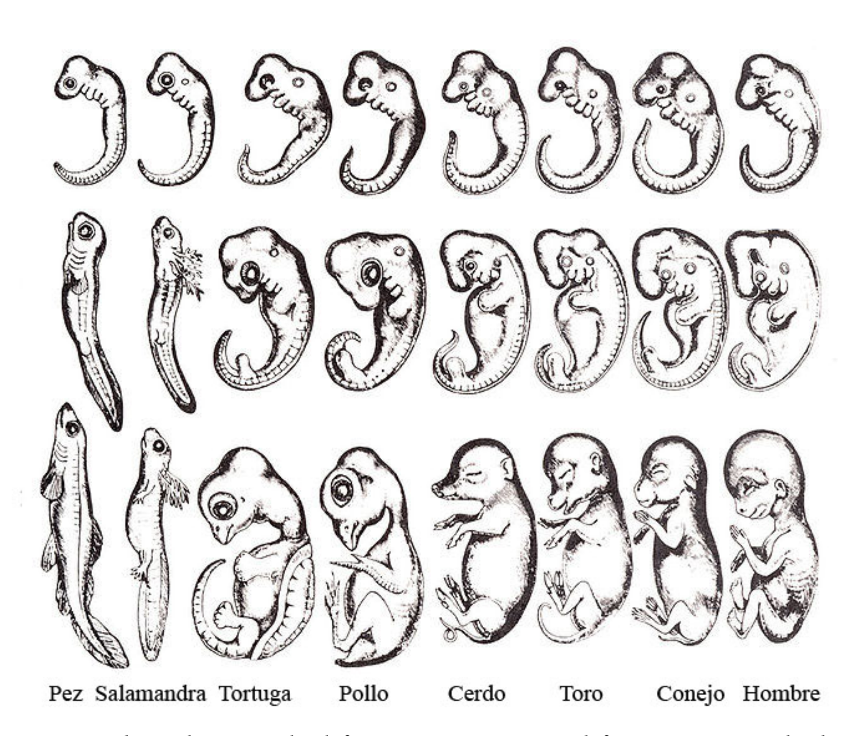


Figura 6. Imágenes de embriones de diferentes especies en diferentes etapas de desarrollo que representan las leyes de von Baer. El dibujo corresponde a Romanes (1982), frecuentemente atribuido de manera incorrecta a Haeckel. La primera fila de los embriones de peces, salamandras, tortugas y pollo es un fraude de acuerdo a Gould (1977), debido a que Haeckel había exagerado las similitudes en los embriones tempranos a través de idealizaciones y omisiones.

El arquetipo de Owen

Richard Owen (1804–1892) (Fig. 7A), anatomista inglés, fue el primero en distinguir la diferencia entre caracteres homólogos y análogos que lo llevaron en parte a proponer en su obra "El arquetipo y las homologías del esqueleto vertebrado", publicada en 1848, la teoría del arquetipo vertebrado (Fig. 7B), la cual describe la estructura del cuerpo de los vertebrados basada en una serie de segmentos semejantes, pero modificados de acuerdo a su posición y función. Se trataba de un tipo ideal del que podían derivarse todas las especies o, al menos, todas las especies de un filo.

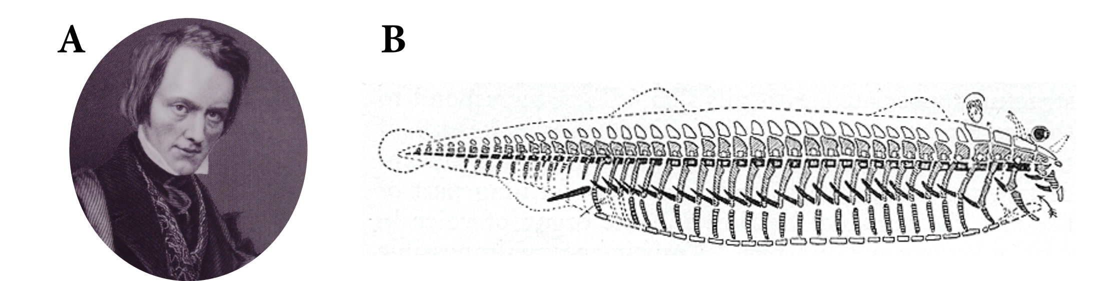


Figura 7. A Retrato de Richard Owen (obtenida de Taylor 2003). **B** El arquetipo de Owen (modificado de Russell 1916).

Teoría epigenetista

El epigenetismo fue un término acuñado por el médico y anatomista inglés William Harvey (1578–1657) para explicar la teoría embriológica que sostiene que el embrión no está preformado en el cigoto sino que se desarrolla como resultado de un proceso de diferenciación a partir de una sustancia relativamente homogénea de origen tanto paterno como materno. La teoría consideraba que en el huevo la materia se encontraba indiferenciada y que el embrión con sus órganos se formaba a partir de una diferenciación gradual de esa materia contenida dentro del huevo. De acuerdo a Delgado-Echeverría (2007), Harvey seguía las ideas aristotélicas que describían la concepción del feto en el útero como un efecto del "contagio" provocado por el semen paterno; solo el útero poseía la facultad de mantener al feto. Para Harvey el huevo era una pequeña masa de materia indiferenciada que iba tomando gradualmente la forma de la especie de la cual provenía. El epigenetismo, es una teoría que se opone al preformacionismo.

El ancestro urbilateria

El naturalista francés Étienne Geoffroy Saint-Hilaire (1772–1844) postuló que un artrópodo parece más bien un vertebrado invertido (Fig. 8). De esta manera, Saint-Hilaire proponía una unidad del plan corporal: todos los vertebrados, y tal vez todos los animales, derivan de un solo arquetipo. De acuerdo con su teoría de la unidad del plan de la compo-

sición orgánica, todos los animales están formados por partes homólogas o por los mismos elementos, en igual número y con las mismas conexiones entre ellos. Aunque muy debatido por Cuvier, la visión del arquetipo de Saint-Hilaire ha sido apoyado por investigaciones modernas (Arendt & Nübler-Jung 1999, Denes *et al.* 2007, Hejnol & Martindale 2008, De Robertis 2009). El arquetipo de Geoffroy Saint-Hilaire se correspondería con el ancestro común de todos los animales con simetría bilateral hipotetizado existir más recientemente, el ancestro urbilateria (del alemán *ur*, original). Si el hipotético ancestro urbilateria (Fig. 9) alguna vez existió es tema de debate debido principalmente a la carencia de evidencia fósil (Budd & Jensen 2000).

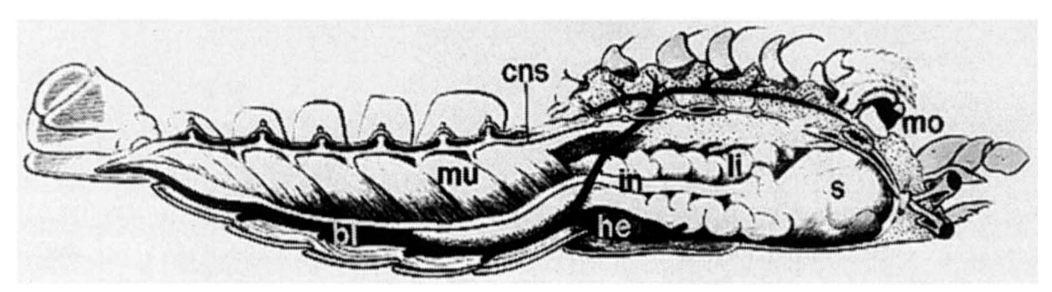


Figura 8. Diagrama de la langosta de Étienne Geoffroy Saint-Hilaire en posición invertida, con la parte ventral arriba. El sistema nervioso central (**cns** o cordón nervioso) está arriba. Boca: **mo**. Abajo se encuentra el sistema digestivo, con el estómago (**s**), hígado (**li**) e intestino (**in**). Abajo del estómago se encuentra el corazón (**he**) y los principales vasos sanguíneos (**bl**). Los músculos (**mu**) rodean el cns. En esta orientación el plan de los artrópodos se asemeja al de los vertebrados (modificado de De Robertis & Sasai 1996).

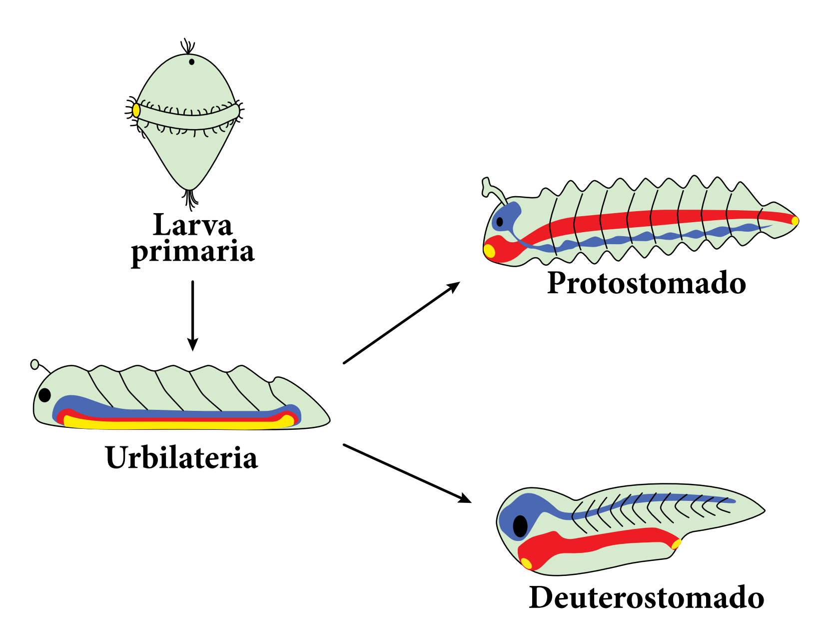


Figura 9. El organismo urbilateria sería el ancestro común de todos los animales con simetría bilateral, que incluye animales protostomados y deuterostomados. En amarillo, la boca; rojo, tubo digestivo completo; azul, sistema nervioso; círculo negro, ojo (modificado de De Robertis 2009).

Evo-Devo:

Evo-devo, devo-evo o EDB es la biología evolutiva del desarrollo (del inglés *evolutionary developmental biology*). Según Hall (2003), el uso del concepto se remonta a la publicación de Calow (1983), refiriéndose a una nueva área de la biología que representa la interfase de las relaciones entre la evolución y el desarrollo. En este contexto, constituye una disciplina de la biología evolutiva del desarrollo que intenta comparar los procesos del desarrollo de diferentes organismos con el fin de determinar sus relaciones filogenéticas. El interés principal de esta nueva aproximación evolutiva es entender cómo la forma orgánica (estructuras novedosas y nuevos patrones morfológicos) evoluciona. De este modo, la evolución se define como el cambio en los procesos de desarrollo.

Evo-devo refleja una larga búsqueda para encontrar y entender las relaciones entre la transformación de un organismo dentro de un sola generación —desarrollo, ontogenia, cambio ontogenético— y las transformaciones que se producen entre generaciones —evolución, filogenia, cambio filogenético (en Hall 2003). De acuerdo a Wagner *et al.* (2000), la evo-devo tiene un enfoque multidisciplinar donde confluyen diversas disciplinas tales como la biología del desarrollo, morfología, genética del desarrollo, genética evolutiva, sistemática, anatomía comparada, paleontología y ecología. Arthur (2002) resumió, a partir de diferentes fuentes, los conceptos específicos enmarcados en el área de la biología evolutiva del desarrollo (Tabla 1).

Tabla 1. Conceptos clave de la biología evolutiva del desarrollo (modificado de Arthur 2002).

Temas Generales	Conceptos Específicos
La naturaleza de la variación ontogénica	Reprogramación del desarrollo, Sesgo mutación/desarrollo, restricciones del desarrollo, deriva del desarrollo, norma de reacción.
Re-uso de genes del desarrollo en la evolución	Co-opción (*co-option*), exaptación, cassettes de genes del desarrollo, paramorfismo.
Aspectos de evolución conservativa	Planes corporales, configuraciones evolutivamente estables, etapa filotípica, zootipo, homología.
Factores que promueven el cambio evolutivo	Modularidad, disociabilidad, evolucionabilidad, duplicación y divergencia (de las partes corporales y genes).
Evo-Devo y selección natural	Atrincheramiento generativo, co-adaptación de procesos del desarrollo, variación críptica, asimilación genética.

Conclusiones

La escala natural, o *Scala Naturae*, sostiene que todos los organismos pueden ser ordenados de una manera lineal, ascendente y progresiva desde las formas más simples a las más complejas con el ser humano al tope. La teoría de la recapitulación, extendida por Haeckel, o

ley biogenética se ha resumido frecuentemente en la frase clásica "la ontogenia recapitula la filogenia". Es una teoría que propone que al observar el desarrollo de una especie se pueden identificar sus ancestros y reconstruir las relaciones de parentesco entre los seres vivos. Bajo esta visión, los estados embrionarios de una especie descendiente son representativos de formas adultas pasadas presentes en los ancestros. La ley biogenética no constituye una ley. La teoría de la preformación postula que el desarrollo de un embrión es la consecuencia del crecimiento de un organismo que estaba ya preformado; surgieron las escuelas espermistas y ovistas. En la teoría de la gastraea, inicialmente postulada por Haeckel, el estado de "gástrula", un estado temprano del desarrollo, constituye el organismo ancestral hipotético de todos los metazoa. El naturalista Geoffroy Saint-Hilaire propuso la teoría de una unidad del plan corporal en la cual todos los vertebrados, y tal vez todos los animales, derivarían de un solo arquetipo. El arquetipo de Saint-Hilaire ha sido apoyado por investigaciones modernas. El Evo-devo constituye una disciplina de la biología evolutiva del desarrollo que intenta comparar los procesos del desarrollo de diferentes organismos con el fin de determinar sus relaciones filogenéticas.

Glosario

Deuterostomado: boca de segundo origen. Durante el desarrollo temprano de algunos animales el ano deriva del blastoporo mientras la boca se origina secundariamente a partir del ectodermo y endodermo.

Neotenia: pedomorfosis producida por ralentización. El desarrollo somático (o físico) es más lento (se ralentiza) o se detiene, dando lugar a la retención de características juveniles. No incluye al sistema reproductor.

Ortogénesis: del griego *orthos*, correcto, y *gennan*, engendrar. Nombre dado a las series evolutivas que se realizan por variaciones sucesivas y en una dirección determinada. Gould mencionó que las alometrías constituyen un antidoto a la ortogénesis.

Postdesplazamiento: proceso en el que el "inicio" del desarrollo es tardío.

Progénesis: pedomorfosis producida por aceleración. El desarrollo ocurre más rápido, se acelera, dando lugar a características adultas, como madurez sexual, cuando aún no lo es.

Protostomado: Boca de primer origen. Durante el desarrollo temprano de algunos animales la boca deriva del blastoporo, el ano surge después.

Bibliografía

Arendt D & K. Nübler-Jung. 1999. Comparison of early nerve cord development in insects and vertebrates. *Development* 126: 2309–2325.

Arthur W. 2002. The emerging conceptual framework of evolutionary developmental biology. *Nature* 415: 757–764.

Bonnet C. 1745. *Traité d'Insectologie ou Observations sur les pucerons*. Volumen 1. París.

Budd G.E. & S. Jensen. 2000. A critical reappraisal of the fossil record of the bilaterian phyla. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75: 253–295.

Campbell N.A. & J.B. Reece. 2007. *Biología*. 7ª edición. Ed. Médica Panamericana. 1532 pp.

Delgado-Echeverría I. 2007. *El descubrimiento de los cromosomas sexuales: un hito en la historia de la biología*. Ed. C.S.I.C., Madrid. 734 pp.

Denes A.S., G. Jékely, P.R. Steinmetz, F. Raible, H. Snyman, B. Prud'homme, D.E. Ferrier, G. Balavoine & D. Arendt. 2007. Molecular architecture of annelid nerve cord supports common origin of nervous system centralization in Bilateria. *Cell* 129: 277–288.

De Robertis E.M. 2009. Spemann's organizer and the self-regulation of embryonic fields. *Mechanisms of development* 126: 925–941.

De Robertis E.M. & Y. Sasai. 1996. A common plan for dorsoventral patterning in Bilateria. *Nature* 380: 37–40.

Garstang W. 1922. The Theory of Recapitulation: a critical Re-statement of the Biogenetic Law. *Linn. Soc. Jour. Zool.* XXXV: 81–101.

Geoffroy Saint-Hilaire É. 1822. Considerations generales sur la vertebre. *Mém. Du Mus. Hist. Nat.* 9: 89–119.

Gould S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge MA: Harvard Univ. Press. 501 pp.

Hall B. 2003. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *Int. J. Dev. Biol.* 47: 491–495.

Hejnol A. & M.Q. Martindale. 2008. Acoel development supports a simple planula-like urbilaterian. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 363(1496): 1493–1501.

Hoole S. 1798. *The Select Works of Antony van Leeuwenhoek, containing his Miscrosopical Discoveries in many of the Works of Nature.* Volumen 1. London.

Leeuwenhoek A. van. 1677. Observationes de natis e semine genitali animalculis. *Philosophical Transactions* 12: 1040–1046.

Papavero N., J.R. Pujol-Luz & J. Llorente-Bousquets. 1998. *Historia de la Biología Comparada.* Volumen IV De Descartes a Leibniz. Universidad Nacional Autónoma de México. México. Universidad Veracruzana. 335 pp.

Romanes G.J. 1892. *Darwin and After Darwin*. Volume 1: The Darwinian Theory. Open Court, Chicago.

Russell E.S. 1916. *Form and Function.* A Contribution to the History of Animal Morphology. Londres.

Storer T.I. & R.L. Usinger. 1960. *Zoología general.* Ediciones Omega S.A. Barcelona.

Wagner G., C. Chiu & M.D. Laubichler. 2000. Developmental Evolution as a Mechanistic Science: The Inference from Developmental Mechanisms to Evolutionary Processes. *American Zoologist* 40: 819–831.

Capítulo 13

El registro fósil

Jhoann Canto
Curador Área Vertebrados,
Museo Nacional de Historia Natural.

Palabras Claves: especie, fósil, fosilización, estrato, estratigrafía, extinción, paleontología, sedimento, tafocenosis, tafonomía, tanatocenosis, taxón.

Introducción

El presente capítulo abordará el registro fósil como tema central. Para esto se considera desarrollar los conceptos señalados como *Palabras Claves* y que son fundamentales para comprender el significado de los fósiles en el contexto evolutivo.

El registro fósil posee una gran importancia como soporte a la teoría de la evolución. Sin embargo el proceso de entendimiento y trascendencia de los mismos recorrió un largo periplo de cientos de años hasta llegar a comprender en plenitud el significado de ellos como evidencia directa de la evolución, y su relación con la vastedad del tiempo para los procesos de cambio cuyo registro ha quedado impreso en los fósiles a lo largo de la diferentes épocas geológicas.

El destacado paleontólogo David Raup (1992) señaló que "el 99,9% de las especies están extintas". Dicho de otra manera han sobrevivido tan sólo el 0,1% de todas las formas de vida que han habitado nuestro planeta en los pasados 3.500 millones de años de evolución,

de las cuales sólo conocemos una fracción muy menor por medio de los fósiles. A pesar de que algunos fósiles pueden remontarse a una antigüedad de miles de millones de años, lo que conocemos generalmente de ellos se circunscribe a unos pocos taxones, tales como los dinosaurios o los ancestros de nuestra especie.

En el contexto educacional formal (Ministerio de Educación, MINEDUC), el tema del registro fósil está mencionado en la cuarta unidad "variabilidad, evolución y adaptación" del programa de estudios del 3° año medio, plan formación general y en el programa de estudios diferenciados (humanística-científica) con el nombre "evolución, ecología y ambiente" en las unidades: 1) origen y evolución de la vida y 2) origen de la evolución humana, para el mismo nivel. En ambos textos guía se indica la relevancia del registro fósil como evidencia de los procesos evolutivos. En el caso del programa de estudios diferenciados se profundiza el valor del registro fósil en la presentación de la historia del linaje humano como ejemplo. Sin embargo hay muchos aspectos que no se abordan por lo complejo del tema. El objetivo de este capítulo es resaltar los aspectos que pueden resultar de mayor ayuda al docente para comprender los alcances del registro fósil como tema.

Desarrollo

Un poco de historia

La relevancia de los fósiles fue percibida no sólo por Plinio (23–79 dC), sino que por pensadores de la talla de Leonardo da Vinci, que ya en 1508 propuso un modelo que explicaba la manera en que se formaban los depósitos sedimentarios en Europa. También realizó las primeras columnas estratigráficas y los primeros esquemas geológicos, señalando el contenido fósil de las rocas.

Las reflexiones que desarrolla Leonardo da Vinci, en este sentido, no han sido bien conocidas y difundidas, a pesar de su gran importancia. Él escribe sobre el proceso de formación de los depósitos fosilíferos, explicando que la presencia de conchas fósiles en las montañas de Monferrato (Italia) no es evidencia del Diluvio Universal, tan aceptado en su momento. Más aún, basándose en sus observaciones actualistas sobre valvas de moluscos vivientes, considera que los bivalvos no pudieron transportarse suficientemente rápido desde el mar Adriático hasta las montañas de Monferrato en sólo 40 días y que las olas no pudieron llevar las valvas completas a través de grandes distancias (400 kilómetros). En estas montañas, da Vinci observó estratos con bivalvos articulados *in situ*, lo que le permitió interpretar, que estos moluscos habían habitado allí, en tanto que otros niveles de sedimentos, se presentaban valvas desarticuladas, y que habrían sido acumulados por la acción de las olas. Además identifica cuatro niveles fosilíferos superpuestos, lo que le indujo a pensar que estos restos se

habían depositado en diferentes momentos y no de una sola vez. Agregó también, que si las valvas hubiesen sido transportadas desde grandes distancias, deberían estar mezcladas con otros tipos de restos conchas, lo cual no se apreciaba en tales sedimentos. Cabe señalar que da Vinci es el primero en defender una postura que asigna una naturaleza "orgánica" a los fósiles, es decir que fueron seres vivos.

Avanzando hacia la segunda mitad del siglo XVI el concepto de fósil se entendía como objetos extraídos de la Tierra, pero Konrad Gesner comienza a distinguir los de origen orgánico, de los que son de otra naturaleza, como lo indica en su obra: *Historia Animalium*, presentada en tres volúmenes entre los años 1555 a 1558. Sólo a partir de la segunda mitad del siglo XVII se inicia el debate sobre el origen orgánico de los fósiles, idea que era sustentada por Nicolás Steno (1638–1686), quien realiza los primeros estudios sobre los procesos de fosilización señalando que las "Glossoptera" (lenguas petrificadas) descritas por Konrad Gesner (1516–1565), en base a la anatomía comparada son idénticos a los dientes de tiburones actuales, argumentado el origen orgánico de éstas. Además propone el Principio de Superposición de los estratos señalado en su obra no concluida llamada "El Prodromo", que es una palabra para referirse a una introducción de una obra mayor. Sin embargo, Steno sostiene que los fósiles son evidencia de la fauna previa al Diluvio Universal. No va ser sino hasta el siglo XVIII que se acepta finalmente el origen orgánico de los fósiles, y se comienza a pensar que pueden tener relación en la explicación de la historia de la Tierra, y además se incorpora como tal la idea del tiempo.

Durante los siglos XIX al XX se comprende de manera más adecuada la procedencia de los restos fósiles y sus potenciales implicancias en la historia de la vida en la Tierra, abriendo un amplio debate en el mundo académico de ese momento. Esto se ve reflejado en las investigaciones de George Cuvier que, en 1812 por primera vez, defiende el fenómeno de las extinciones como respuesta a la falta de representantes vivos en la actualidad de las especies del pasado expuestas en los diferentes fósiles descubiertos. Este punto de análisis es fundamental, ya que los fósiles no sólo constituyen en sí restos antiguos de organismos, sino que además se comienza a establecer la idea de la extinción para parte de la dinámica propia de la vida en el planeta.

Una vez comprendido el concepto del registro fósil, la disciplina que los estudia, la paleontología, comienza a desarrollarse rápidamente, apoyada en otras, tales como la geología y la anatomía comparada, diversificándose en áreas específicas para los paleontólogos.

Algunos estudiarán las plantas (paleobotánicos), mientras que otros se dedicarán al estudio de los microfósiles (micropaleontólogos), fósiles de invertebrados o de los de vertebrados.

Una aproximación a la comprensión del registro fósil

Los restos fósiles representan la evidencia directa de la presencia de distintas formas de vida que han existido en nuestro planeta, a lo largo de más de 3.500 millones de años, desde el origen de la vida. Esta gran cantidad de tiempo permitió el surgimiento y la evolución de millones de formas distintas. Algunos autores, como Raup (1992), estiman que la cantidad de especies que han existido hasta hoy fluctúan entre 5 millones y 50 mil millones (es decir 50.000.000.000 que puede ser expresado en forma más abreviada 50×10^9) la inmensa mayoría de ellas hoy extintas. Han sobreviviendo algunos linajes casi sin cambios, mientras que otros evolucionaron y se diversificaron intensamente, dando origen a la actual biodiversidad en el planeta.

La importancia de los fósiles en el estudio de las formas de la vida pasada, es que se constituyen en verdaderas "cápsulas que guardan el tiempo". El común de ellos está representado por partes y excepcionalmente especímenes completos por lo general con grados de conservación mediano. Cada fósil, sea del tipo que sea —una huella, un hueso, una evidencia química—, nos permite estudiarlos y lograr desarrollar algunas ideas, tanto de su morfología e historia de vida.

Cada fósil proporciona, no sólo la evidencia de un resto orgánico, sino que además aspectos relacionados a la historia de vida del mismo y el entorno en que se vivió. Para entender esto primero debemos comprender que el fósil es un vestigio de lo que estuvo vivo. Esto implica que el organismo como tal ya no está. Se señala esto porque muchas veces se entiende que la idea de petrificación implica que los restos del organismo, sean animal o vegetal se "convirtieron en piedra", de ahí el nombre. Sin embargo lo que ocurre es que los espacios blandos del organismo son llenados, por ejemplo, por cuarzo (SiO_2) de grano fino similares al ágata, muy común en lo que se conoce como bosque petrificado. El nivel de conservación en las plantas puede llegar en algunos casos a ser tan perfecto que es posible estudiar cortes al microscopio y ver imágenes de diferentes células. En otros casos la mineralización más gruesa por Sílice, por ejemplo, sólo permite que se conserve la forma externa de un árbol.

Es necesario comprender que el registro fósil no es completo, y nunca lo será, dado que la dinámica geológica del planeta experimenta una constante transformación, lo que implica destrucción de muchos fósiles mucho antes que sean descubiertos. No obstante, la utilidad de los fósiles para comprender muchos aspectos de la diversidad extinta ha resultado clave.

Fósiles guía - fósiles índice.

Algunos taxones que presentan una amplia distribución geográfica, abundancia, caracteres morfológicos bien definidos, buena preservación, entre otros aspectos son especial-

mente útiles para establecer correlaciones interregionales o incluso intercontinentales (Raup & Stantley 1978). Clásicos son los ejemplos de las hojas de *Glossopteris* que datan del Paleozoico superior y están distribuidas en varios lugares del antiguo súper continente Godwana.

Muchos invertebrados resultan ser muy buenos fósiles guías tales como el bivalvo del género *Gryphaea* que es un género pariente de las ostras que habitó entre los períodos Jurásico al Eoceno. En este contexto las especies planctónicas y nectónicas resultan los mejores fósiles guías, esto porque durante su vida ocupan áreas geográficas amplias y además son independientes de algunas condiciones, por ejemplo bentónicas. También gracias a la presencia de vertebrados fósiles, tales como los mamíferos de la Familia Muridae (roedores), y cuya antigüedad los remonta Mioceno inferior en Asia, han evidenciado una movilidad atribuida a conexiones terrestres ausentes en la actualidad.

Es necesario aclarar que los fósiles guías en muchas ocasiones son utilizados para identificar unidades litoestratigráficas cuando las características litológicas de las mismas no son suficientes. Este induce a confusiones, ya que un taxón puede distribuirse en muchas unidades litoestratigráficas en un área, mientras que en otras el taxón se distribuye en una sola unidad. Por esto los fósiles guías deben ser entendidos en el contexto de la biogeografía del taxón y no en lo referido a edades.

Caracteres morfológicos

En muchos taxones de mamíferos se puede realizar un análisis de los principales cambios en el morfo reflejado en los fósiles y que queda representado por el surgimiento de innovaciones evolutivas. Particularmente en el registro fósil de los cetáceos los descubrimientos han revelado aspectos de enorme interés en lo referido a su anatomía ósea. Gracias al registro fósil fue posible reconstruir el proceso de transformaciones morfológicas a nivel de las extremidades, así como de los profundos cambios a nivel del cráneo.

Los ancestros de los cetáceos se remontan al Eoceno (unos 54 millones de años atrás). Están representados por familias ya extintas tales como Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae y Protocetidae que reunieron unos 19 géneros con varias especies (Williams 1998). Si bien muchos registros fósiles corresponden a material fragmentario, hay excepciones como el caso de *Ambulocetus natans* del que se conservó no sólo el cráneo, sino que además una de sus extremidades posteriores. Tanto en los Pakicetidae (conocidos por *Pakicetus inachus*) así como Ambulocetidae (representado por *Ambulocetus natans*) permitió, evidenciar que los primeros cetáceos eran animales que poseían extremidades anteriores y posteriores funcionales que les permitía una movilidad similar a la de los actuales lobos como lo que se observa en *Pakicetus inachus*, mientras que en *Ambulocetus natans* su morfología aún cuadrúpeda, pero con una disminución del tamaño general de las extremidades,

permitiéndole desarrollar una modalidad de caza por sorpresa tal vez muy similar a los de actuales cocodrilos en los bordes de los lagos o ríos.

Otra familia antigua de cetáceos está representada por *Basilosaurus isis* cuyos restos fósiles muestra una marcada disminución en el tamaño y funcionalidad de las extremidades posteriores y además un estilo de vida asociado al medio acuático de manera permanente.

Sin el registro fósil no habría sido posible determinar la condición cuadrúpeda en *Ambulocetus natans*, así como la tendencia en la reducción de las extremidades posteriores, que posteriormente desaparecerían quedando sólo elementos óseos vestigiales.

A nivel del cráneo, los cetáceos modernos exhiben una condición única entre todos los mamíferos. A lo largo de su historia evolutiva los diferentes huesos del cráneo han experimentado una serie de transformaciones que implicaron el acortamiento, alargamiento, desplazamiento, compresión y modificaciones en las relaciones entre cada elemento óseo de la cabeza, dando como resultado una condición llamada "telescopamiento", que básicamente es un alargamiento del rostro y cambio de posición de los orificios respiratorios, situándolos sobre la cabeza y la relocalización de los ojos que quedan a los costados de la cabeza. Sin la existencia del registro fósil y sólo observando a los odontocetos (delfines) y misticetos (ballenas) no se sabría que los ancestros presentaban una organización craneal muy similar a la de los cánidos. Razón por la cual se señalaba que los ancestros tenían formas parecidas a los actuales lobos (*Canis* sp.), a pesar que los ancestros de los cetáceos se vinculan con los artiodáctilos, como los revelan los estudios moleculares.

Tan relevante es el registro fósil, que muchos descubrimientos permiten corroborar o refutar hipótesis de trabajo en ciencias.

Por ejemplo dentro de los cetáceos actuales en la familia Physeteroidea (representada hoy por sólo dos especies de cachalotes enanos y una gigante) sus integrantes no presentan dentición en el maxilar, existiendo sólo en ambas ramas mandibulares. Es posible encontrar dientes vestigiales en algunos ejemplares de cachalote gigante (*Physeter macrocephalus*), sin embargo en los Physeteroidea antiguos se observan dientes funcionales en maxilar y mandibula, como los hallados en fósiles en Chile (Fig. 5).

Fósiles vivientes

Este concepto, formalmente denominado taxones pancrónicos, enmarca la idea central que algunos taxones, principalmente a nivel de especie, han mantenido su morfología general sin grandes cambios a través de largos periodos de tiempo. Esto se refiere a especies no extintas y que son extremadamente parecidas a especies identificadas solo a través de fósiles. Es necesario indicar, que si existen o no diferencias a nivel molecular, éstas no pueden ser

comparables entre el ejemplar actual y los restos fósiles, razón por la cual el concepto de fósil viviente sólo se circunscribe a la morfología ya sean de las hojas, conchas o esqueletos. Lo interesante de los fósiles vivientes es que nos indican que existe la conservación de una morfología particular a lo largo de millones de años, mientras que en la mayoría de las especies tiende a existir un cambio permanente que se refleja, entre otros aspectos, en la morfología.

Los fósiles vivientes existen tanto plantas, invertebrados y vertebrados. Por ejemplo en plantas está el Ginkgo (*Ginkgo biloba*) con fósiles que se remonta al Pérmico (unos 270 millones de años). En el caso de los insectos *Notiothauma reedi*, es un insecto chileno volador relacionado con los escorpiones, fósil viviente que está emparentado con una especie del Pérmico que vivió hace 275 millones de años (Jara-Soto *et al*. 2007). Otros fósiles vivientes invertebrados están representados por *Limulus polyphemus* conocido como cangrejo cacerola.

En vertebrados el caso más famoso está representado por *Latimeria chalumnae* (celacanto), descubierto en las costas de Sudáfrica en 1938, posteriormente en el año 2000 se localizó una población en las cercanías de las islas Gran Comora y las Anjouan en la costa de Sudáfrica, también en Madagascar y Mozambique (IUCN[1] 2013) Inicialmente esta especie era conocida sólo por el registro fósil de ejemplares de unos 75 millones años atrás. También el marsupial *Dromiciops gliroides* (monito del monte) del sur de Chile y el sudoeste de la Argentina se considera un fósil viviente, ya es el único representante viviente de la familia Microbiotheriidae cuyo registro fósil en el país se remonta al Mioceno inferior (unos 20 millones de años).

Imperfecciones del registro fósil

Sin duda el principal problema del registro fósil es su discontinuidad. En la mayoría de los casos no existe una secuencia estratigráfica perfecta, por lo que en muchos casos existen hiatos, saltos o espacios entre una secuencia de fósiles y otra, que puede ser interpretada de diferentes maneras, pero que en la práctica es una pérdida de información. Por esto el análisis detallado que se realiza de cada secuencia es crucial al momento de comprender el contexto del registro fósil. Por ejemplo, el hecho que un fósil esté en un estrato no implica necesariamente que esté depositado en los sedimentos originales donde fosilizó el ejemplar. Las posibilidades de un redepósito de los restos fósiles pueden comprometer los aspectos relacionados con la edad de ellos. Si bien es cierto que se aplica de forma general el principio de la superposición de los estratos, en que se entiende que los estratos inferiores siempre son más antiguos que los superiores, pueden ocurrir varios eventos naturales que comprometan la integridad del registro fósil. Además no sólo puede alterar aspectos cronológicos, sino

[1] Para detalles de información de las poblaciones de este fósil viviente puede visitar la página de IUCN Red List of Threatened Species.

que también la asociación con otras especies, lo que puede inducir a establecer relaciones paleoecológicas inadecuadas. Los redepósitos no sólo incluyen aspectos de desplazamientos y cambios en la secuencia estratigráfica, sino que también aspectos mecánicos que comprometan la forma original del fósil, implicando alteraciones de tal magnitud que puedan inducir a errores al momento de describir o determinar la especie.

Un aspecto que puede resultar de complejidad es la ontogenia de los ejemplares. En muchos animales la variación ontogenética de los especímenes puede, también, producir errores en la descripción, más aún cuando se dispone de pocos ejemplares. Este es un tema que ha sido bien documentado en fósiles invertebrados llamado Trilobites, tales como el género *Paradoxides* que en sus diferentes estadios, aparte de cambios en la forma, se incorporan nuevos segmentos en el tórax (Stanley & Raup 1978). En situaciones como esta, nuevos estudios han permitido determinar cuándo se trata de una nueva especie o de una variación ontogénica de la misma. Esta es una consideración de importancia a tener en cuenta al analizar en profundidad los datos que proporciona el registro fósil antes de describir una nueva especie.

Otra consideración de importancia, y que Darwin y muchos autores estuvieron conscientes, se refiere a que el registro fósil nunca estará completo, lo que se traduce en no conoceremos todas las formas de vida que se han desarrollado y evolucionado en nuestro planeta. En la actualidad los fósiles conocidos llegan a unas 300.000 especies, sin embargo su número estimado a partir del Cámbrico (unos 540 millones de años atrás) indica la existencia potencial de más de casi 1.000 millones de especies (Stanley & Raup 1978, Simpson 1985), lo que nos indica que conocemos tan sólo el 0,03% del registro fósil a nivel mundial.

El registro fósil en chile

Los fósiles en Chile son conocidos desde al menos hace unos doscientos años atrás. La primera mención formal que se conoce para fósiles de invertebrados en nuestro país es realizada por Carl Degenhardt en el año 1839, quien se refiere a un molusco bivalvo llamado *Pecten alatus* (Fig. 1), posiblemente procedente de la localidad de Copiapó, Región de Atacama. Años después, en 1855, Jeffries Wyman realiza la primera descripción formal de los restos del primer vertebrado fósil, procedente de la laguna San Vicente de Tagua Tagua, Región de O'Higgins, que determinó como *Mastodon andium*, una forma muy similar a los actuales elefantes, pero mucho más robusta (Fig. 2), y que correspondería actualmente a *Cuvieronus hyodon* (Alberdi & Frassinetti 2000).

Naturalistas de la importancia de Darwin (1846) y d'Orbigny son los primeros en estudiar el registro fósil de Chile, dándolo a conocer en el viejo continente en varias obras. A nivel del país la primera obra paleontológica de envergadura, por la gran cantidad de infor-

mación sobre el registro fósil data del siglo XIX, y es publicada en el año 1887 por Rodulfo Amando Philippi, bajo el título "Los fósiles terciarios i cuartarios de Chile". En esta obra se presentan las primeras descripciones de faunas fósiles tanto de invertebrados como vertebrados. Por sus características este trabajo puede ser considerado como el primer catálogo de fósiles para el país. Posterior a éste se efectúan varias publicaciones aisladas sobre otros grupos de fósiles.

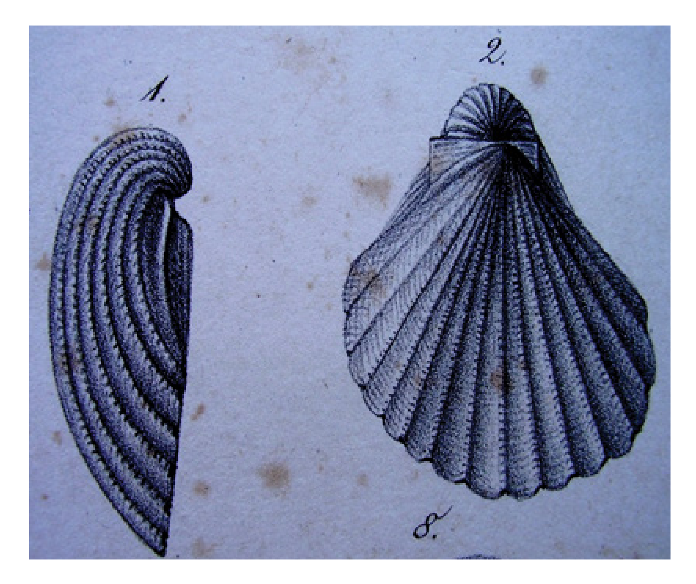


Figura 1. Primera mención de un resto fósil para Chile, realizada en 1839 en la obra Degenhardt *"Pétrifications Recueilles en Amérique"* (Petrificaciones recogidas en Sudamérica).

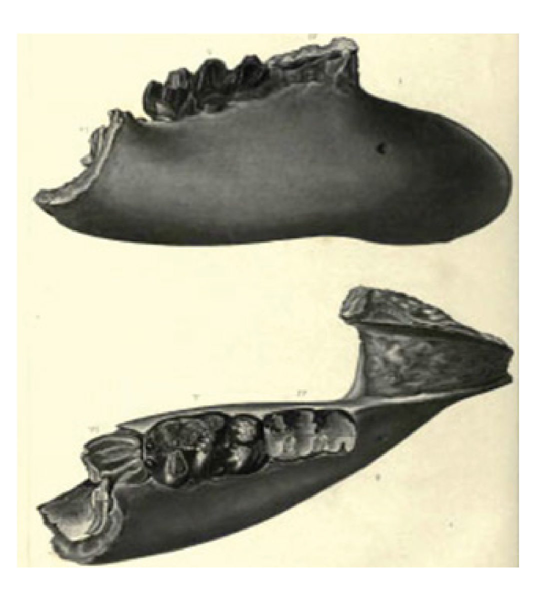


Figura 2. Primeros restos de una mandíbula fósil de Mastodonte (*Mastodon andium*) descubierta en Chile y descrita por J.Wyman en 1855).

Chile presenta un registro fósil de invertebrados amplio que se remonta desde el Ordovícico (hace unos millones de años atrás), representado por formas de graptolites y braquiópodos[2] (Pérez 1985, González *et al.* 2007). Los grupos más conocidos están representados por los Ammonites, que abarcan, en Chile desde el Triásico al Cretácico. Sin embargo una gran cantidad de estudios acerca del registro fósil se ha centrado desde el Neógeno hasta el Holoceno (es decir los últimos 23 millones de años), representado especialmente por invertebrados marinos depositados en sedimentos costeros. Una parte importante de este registro fósil fue descrito por paleontólogos como Daniel Frassinetti y Vladimir Covacevich, quienes centraron sus esfuerzos en el área de Chile Central, labor que ha sido continuada y ampliada por nuevas investigaciones de campo que han contribuido con nuevos registros de fósiles de invertebrados a lo largo del país (Nielsen & Frassinetti 2007, Nielsen 2013).

De gran importancia en el registro fósil nacional, figura el estudio de las icnitas o evidencia fósil. Los descubrimientos abarcan los invertebrados (Encinas *et al.* 2008) y vertebra-

[2] Cecioni A. 1979. El Tremadociano de Sotoca, I Región, norte de Chile. In Congreso Geológico Chileno, No. 2, Actas 3: H159–H164. Arica.

dos, tales como pisadas de dinosaurios terópodos (Moreno *et al.* 2012). Es necesario aclarar que las icnitas son el resultado de las actividades biológicas de uno o varios organismos y no de los especímenes en sí mismos (Fig.3).



Figura 3. Trazas fósiles. Ejemplo de galerías fósiles de invertebrados marinos habitantes de la franja costera (llamados *Skolithos*) caracterizados por vivir en un ambiente de aguas someras. La edad del registro es del Plioceno (unos 5 millones de años), de la localidad de Caldera.

La visión del patrimonio paleontológico en Chile por muchos años se ha enmarcado en la idea de una pobreza de restos fósiles de vertebrados para el territorio chileno, dado por las condiciones propias de la geología existentes desde el Cretácico hasta el presente, cuya principal característica está representada por un constante desplazamiento de los diferentes sedimentos a lo largo de millones de años. Esta condición ha ocasionado un redepósito continuo de los fósiles de diferentes faunas, por lo que se observan altamente desarticulados y fragmentados, existiendo sólo en condiciones muy excepcionales ejemplares articulados o semiarticulados y conservados *in situ*, sin retrabajo, como ha sido observado en algunas áreas del norte de Chile (entre otras, Calama y Caldera). A pesar de esta situación, en los últimos años, gracias al incremento del trabajo de campo, están siendo descubiertos nuevos materiales que, aunque fragmentarios, permiten comenzar a desarrollar algunas hipótesis sobre la evolución y la historia biogeográfica de varias formas de vertebrados que habitaron en nuestro territorio.

Los peces

Este grupo de vertebrados es de antigua presencia en el país, en lo referido a su edad geológica. Los primeros registros se remontan al Jurásico tardío (Oxfordiano), es decir, unos 163 millones de años atrás. Los primeros géneros descritos para Chile son casi todos procedentes de la zona norte de nuestro país. Las investigaciones de Arratia & Cione (1996)

reportan 24 especies, de las cuales 18 son de hábitat marino, mientras que las restantes 6 son de ambientes dulceacuícolas. En los últimos años, el número de nuevas especies fósiles y nuevos registros para Chile se ha incrementado gracias a nuevos trabajos de campo en diferentes puntos del país como lo señala las investigación de Carrillo *et al.* (2013) que determina 12 especies de condrictios (peces de esqueleto cartilaginoso que reúne a los tiburones, rayas y quimeras) para la costa central.

Los saurópsidos (incluye reptiles y aves)

Dentro de este linaje se concentran dos grupos clásicos de acuerdo a la antigua nomenclatura: reptiles y aves. En el primer taxón los hallazgos se concentran principalmente en el registro de dinosaurios, representados por restos óseos y huellas de diferentes tipos, que representan distintas especies. Además, se registran reptiles marinos representados principalmente por formas de plesiosaurios, ictiosaurios y cocodrilos.

Los trabajos de investigación desarrollados en los últimos años por Moreno *et al.* (2000), Rubilar (2003), Rubilar *et al.* (2012) han ampliado y ordenado el conocimiento existente de los dinosaurios, señalando, principalmente, la presencia de grandes formas representantes de los titanosaurios.

En los linajes marinos, los trabajos realizados por Gasparini & Chong (1977) han permitido describir los primeros Crocodilia (formas similares a los cocodrilos) para la Región de Antofagasta. También se han documentado los restos de formas de ictiosaurios en el sector del Parque Nacional Torres del Paine (Schultz *et al.* 2003) y una gran cantidad de restos de plesiosaurios en varios puntos del país[3] (Gasparini 1985).

Desojo (1993) en sus investigaciones sobre una forma de Aetosaurio, *Chilenosuchus forttae*, indica que esta especie sería uno de los vertebrados más antiguos registrados para nuestro país, ya que proviene de estratos del Triásico, en otras palabras, habitó Chile hace unos 250 millones de años. Registros menos comunes son de lagartijas, como el único registro fósil reportado por Nuñez *et al.* (2005).

Para el segundo taxón, las aves, el registro fósil en Chile es incipiente, pero nuevos trabajos están incrementando rápidamente su conocimiento en el país. Las especies fósiles descubiertas en Chile están representadas por varios grupos distribuidos a lo largo del país: Falconidae, Spheniciformes, Phalacrocoracidae en Antofagasta; Sulidae, Spheniciformes, Phalacrocoracidae, Diomedeidae, Pelagornithidae, Procellariidae en Caldera; Spheniciformes, Diomedeidae en Coquimbo; Phalacrocoracidae, Spheniciformes en Algarrobo y

[3] Gasparini Z. 1979. Comentarios críticos sobre los vertebrados mesozoicos de Chile. Actas Segundo Congreso Geológico Chileno, Arica 3:H15–H31.

Horcon, Gaviiformes en Concepción; Anhingidae en Curamallín y Spheniciformes en Magallanes, además de otros restos indeterminados (Acosta Hospitaleche *et al*. 2005, Alvarenga 1995, Mayr & Rubilar 2010, Tambussi & Noriega 1996, Walsh & Hume 2001).

Los mamíferos

Uno de los primeros autores importantes en el estudio de los mamíferos fósiles en Chile fue el Dr. Rodolfo Casamiquela (1932–2008), paleontólogo argentino autodidacta, con una amplia obra, respetada, y muchas veces también discutida. Produjo más de 400 publicaciones científicas y de divulgación, y más de 20 libros acerca de mamíferos fósiles y fue el primero en el país en abordar el estudio de las rastrilladas, que es la descripción de huellas (icnitas). Una de estas descripciones para los vertebrados corresponde a *Ichnipus cotaposi*, (similar a los caballos) procedentes de Quebrada de la Chimba, Región de Antofagasta[4].

A pesar que la mayoría de los trabajos de vertebrados fósiles se han concentrado principalmente en aquellas faunas de mamíferos que habitaron entre el Pleistoceno y Holoceno (Casamiquela 1999), es decir, entre el último millón y medio de años y hasta hace unos 10.000 años atrás, se observa que, en descubrimientos recientes, hay una serie de mamíferos fósiles de mayor antigüedad. Hasta el momento el periodo que representa el registro fósil más antiguo de mamíferos conocidos para Chile se remonta al Eoceno tardío – Ordovícico temprano (37 a 33 millones de años atrás) y está representado por varias familias extintas: Archaeohyracidae, Interatheriidae, Groeberiidae, Polydolopidae, Chinchillidae, Isotemnidae, Homalodotheriidae, Notohippidae y el Suborden Phyllophaga. Las características únicas de este registro fósil ha permitido el establecimiento de una nueva edad biocronológica, SALMA (*South American Land Mammal Age*), denominada "Tinguiririense" (Flynn *et al*. 2003, Charrier *et al* 2012), nombre procedente del área geográfica de los descubrimientos de los restos fósiles, valle de Tinguiririca, yacimiento que abarca además el sector alto del río Cachapoal.

Otro hallazgo singular es el descubrimiento del primer primate fósil para Chile (*Chilecebus carraescoensis*), y sin duda constituye un importante hallazgo, ya que abre numerosas interrogantes sobre este linaje y su relación paleogeográfica con el resto de las faunas de primates de Sudamérica (Flynn *et al*. 1995).

En el extremo austral (Región de Magallanes) se ha logrado determinar la presencia de grandes felinos representados por tigre dientes de sable, *Smilodon* sp. (Canto 1991, Mol & Van Bree 2003), un jaguar *Panthera onca mesembrina* (Borrero *et al*. 1997) y osos, como es

[4] Casamiquela R. & G. Chong. 1975. Icnitas (Mammalia, Equidae?) en rocas del plio-pleistoceno de la costa, Provincia de Antofagasta. 1er Congreso Argentino Paleontológico. Bioestratigrafía. 2:621–632.

el caso de *Arctotherium* sp., lo que contribuye a incrementar la fauna de carnívoros fósiles (Prevosti *et al*. 2003) presentes en nuestro territorio.

En el caso de las formas de mamíferos que optaron por el medio marino, su presencia en el registro fósil ha proporcionado un nuevo géneros para el país: *Thalassocnus* (Canto *et al*. 2008) una especie de hábitos acuáticos perteneciente al taxón Xenarthra, pero de pequeño tamaño (no superior a 30 o 40 kilos) en comparación con especies del mismo grupo que sobrepasan la tonelada como el *Megatherium medinae* (Fig. 4).



Figura 4. Mandíbulas fósiles de xenartros. El más grande corresponde a Megatherium medinae, especie asociada a ambientes boscosos, mientras que el más pequeño pertenece al género Thalassocnus se desenvolvía en un ambiente costero. Ambos restos fósiles pertenecen a Xenarthra, y permite ver la plasticidad en formas que alcanzó el taxón (fotografía del autor).

Los cetáceos, particularmente el registro fósil de los odontocetos (delfines) fósiles han evidenciado una mayor diversidad con el descubrimiento de, al menos, dos géneros (Canto *et al*. 2002), de la familia Pontoporiidae (delfines de río, sin representantes actuales en Chile). Otro taxón antiguo, pero con especies vivientes en el presente es la familia Physeteroidea (cachalotes) que presentan varios géneros durante el Plioceno de grandes tamaños (Canto 2007) (Fig. 5).

En las faunas de carnívoros marinos se han descubierto focas extintas, procedentes del norte de Chile (*Piscophoca* y *Acrophoca*), que eran sólo conocidos para el Perú (Walsh & Naish 2002). Estos géneros se agrupan filogenéticamente en la misma tribu que los que existen en la actualidad en el extremo austral del país (*Arcthocephalus*, *Hydrurga*) (McKenna & Bell 1997).

En términos de cantidad, en Chile existe el registro de unas 57 familias de mamíferos

desde el Eoceno al presente, de las cuales 30 familias ya no existen (Canto *et al*. 2010), es decir sólo se conocen gracias al registro fósil.

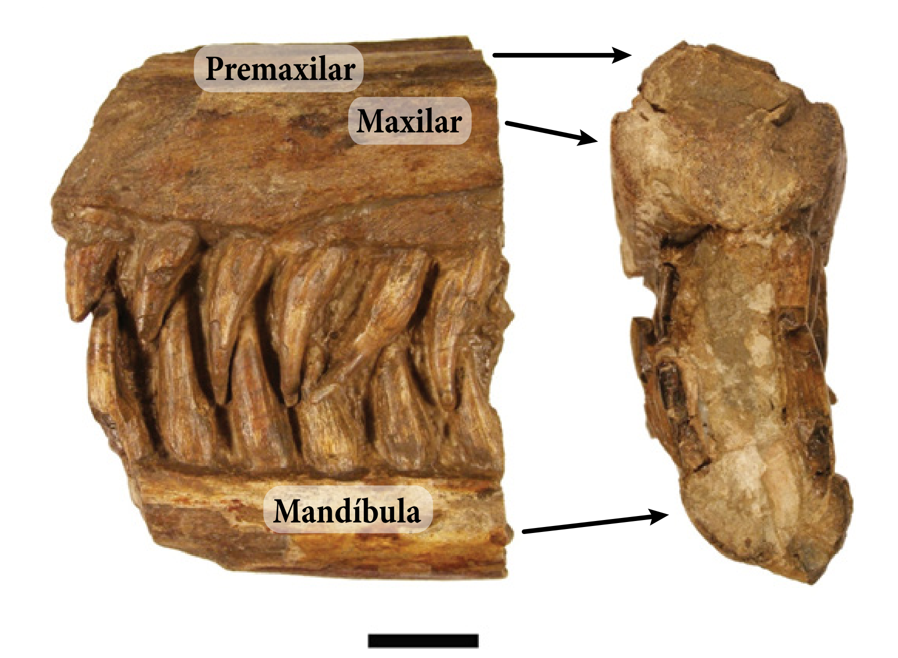


Figura 5. Fragmento fósil de un maxilar y mandíbula (vistas lateral y frontal) de un Physeteridae (cachalote) de estratos de la Formación Navidad. La edad del fósil corresponde al Mioceno inferior (entre a 11 a 14 millones años). Este fósil evidencia que los cachalotes antiguos poseían dentadura funcional en el maxilar, mientras que en las especies actuales, solo poseen dientes en la mandíbula (Canto 2007).

Conclusiones

El alcance de comprender el registro fósil a la luz de la evolución es clave, ya que no sólo se convierte en una potente forma de prueba de la evolución, sino que además nos permite vislumbrar parte del camino de las transformaciones experimentadas en las diferentes formas de vida y que hoy conocemos como innovaciones evolutivas.

La vastedad de la temática del registro fósil es enorme y podría llenar cientos de páginas, sin embargo, lo desarrollado en este capítulo se ha esforzado en proporcionar una visión de la situación del registro fósil en Chile y algunos aspectos que implica el mismo y que no son tratados por los docentes de enseñanza media por razones de acceso a la información y tiempo de los mismos. Se ha querido poner de manifiesto el valor del registro fósil para comprender, conocer y analizar los cambios en la morfología de los organismos fósiles versus los actuales, tal como el caso de los cetáceos, grupo ampliamente distribuido en el país. A la luz del conocimiento actual del registro fósil y las nuevas técnicas moleculares es fundamental comprender que la historia fósil ya no trabaja de manera independiente al momento de establecer relaciones de ancestro-descendientes, se requiere necesariamente la integración de

los datos aportados tanto por los fósiles, las moléculas, la estratigrafía, la anatomía y otras disciplinas que podrán adicionarse en el futuro. Esto no implica que el trabajo sobre los fósiles no resulte fecundo y de importancia, al contrario, amplía y potencia las posibilidades de cada disciplina que vienen en su ayuda.

Conocer a nivel del registro fósil sólo un 0,03% de todas las especies que han existido es realmente un desafío de proporciones, ya que esto implica que existen especies que ni siquiera sabemos cómo son y, en este contexto la naturaleza nos enseña que las posibilidades de diseño pueden llegar a ser infinitas. Sólo cabe recordar el descubrimiento de un delfín fósil en la costas de Perú que tiene una organización a nivel craneal muy parecida a las actuales morsas llamado *Odobenocetops* (Muizon 1993) y que de no ser descubierto, los especialistas no habrían siquiera imaginado esta convergencia evolutiva entre dos taxones muy diferentes y distante entre sí.

Agradecimientos

Mi especial agradecimiento al Dr. Sven Nielsen paleontólogo de la Universidad Austral que nos facilitó literatura actualizada sobre los invertebrados fósiles de Chile y además tuvo la gentiliza de revisar el borrador de este manuscrito aportando valiosas sugerencias. De igual forma mi gratitud al Sr José Yáñez, Jefe Científico, y al Sr. Herman Núñez Curador Jefe del Área Vertebrados, ambos del Museo Nacional de Historia Natural por sus valiosas observaciones y tiempo dedicado a discutir el presente texto.

Glosario

Especie: Es necesario aclarar que la definición de especie tiene varias acepciones que dependen desde el punto de vista que se aborde. Para el caso del registro fósil se asumen varios aspectos, de los cuales el más importante es que los restos fósiles descubiertos representan la media de la población, es decir no son individuos de los extremos de la distribución de los caracteres que ejemplificamos, por ejemplo, que representan los ejemplares de mayor o menor tamaño. Esto es importante de asumir en el caso de los vertebrados, que por regla son escasos en términos numéricos y generalmente sólo restos. Esta situación cambia un poco en los invertebrados, especialmente moluscos ya que se descubren por lo general en cantidades que pueden ir desde unas decenas hasta miles. En este último caso se enmarcan los gastrópodos (caracoles, almejas, choros, etc). Para el caso de las especies actuales y el contexto del registro fósil se define el concepto de especie evolutiva, como "una sola línea de poblaciones ancestro-descendientes que conserva su identidad respecto a otras líneas y que mantiene sus propias tendencias evolutivas y destino histórico" (Perfectti 2003).

Estratigrafía: Disciplina que se encarga del estudio de las relaciones horizontal (área) y vertical (temporal) de las rocas estratificadas, así como las sucesos que quedan registrados en la estratificación que nos permiten deducir la historia de la roca.

Estrato: Cuerpo generalmente tabular de roca o sedimento, con litología homogénea o gradacional que se ha depositado durante un intervalo de tiempo determinado variable.

Extinción: Este concepto puede tener varios sentidos y va a depender en el contexto que sea utilizado. En un sentido general amplio, es la desaparición, la muerte, de un grupo de organismos, entendiendo por grupo desde una población que ha estado viviendo en un área determinada hasta un grupo taxonómico de cualquier nivel (por ejemplo: Orden, Familia, Género, etc). La extinción puede ser de ámbito regional o local, que compromete a determinadas poblaciones en localidades o zonas concretas de la superficie terrestre o marina. Si la extinción afecta a una o varias poblaciones de una especie, que desaparece de una zona o localidad pero continúa existiendo en otras, es posible que la especie vuelva a recuperar su antigua área de dispersión, volviendo a vivir en dicha zona. En el contexto de la macroevolución se pretende analizar las extinciones irreversibles que afectan a especies o taxones de nivel superior.

Fósil: Es un término antiguo que deriva de la palabra latín *fossilis* y fue acuñada por el escritor latino, científico, naturalista y militar romano, llamado Plinio (23–79 dC). Inicialmente Plinio utilizó esta palabra para designar los "objetos enterrados en la tierra", sin relacionar a estos como evidencia de restos de seres vivos. Actualmente se aplica a los restos de organismos o evidencia de sus actividades, que se han conservado como vestigios de la vida pasada.

Fosilización: Se entiende por el proceso en que los organismos o restos de ellos se depositan en los sedimentos y son cubiertos por estos, permitiendo que se conserve el total o parte de organismo o el registro de la actividad del mismo. Este aspecto es importante ya que de manera general se cree que los fósiles están representados sólo por conchas o huesos. Sin embargo, la evidencia que es resultado de la actividad propia de un ser vivo también es un fósil. Por ejemplo las huellas de dinosaurio, aves, mamíferos. En el caso de los invertebrados hay túneles que son la evidencia de actividad de los organismos es llamada en forma colectiva trazas fósiles. Estas trazas pueden ser tan específicas en el caso de la zona costera, que permite inferir la profundidad, por lo que se han clasificado con nombres (en inglés) de acuerdo a su distribución batimétrica y el tipo de sustrato (fondo marino) asociado (por ejemplo *Glossifungites*, *Cruziana*, *Psilonichnus*, *Skolithos*). Otros ejemplos de registro de actividad biológica son las colonias de bacterias verde-azules conocidas como estromatolitos. También es una evidencia indirecta es la presencia del resultado de la actividad biológica, tales como restos de heces fosilizadas.

Paleontología: Es la ciencia que se preocupa del descubrimiento y estudio del registro fósil con la finalidad de reconstruir la historia de la vida. El significado literal de la palabra paleontología es estudio de la vida antigua. El término fue acuñado por el famoso geólogo Charles Lyell en 1838. A pesar de lo específico del concepto paleontología, existe una confusión permanente con el término arqueología, que se refiere al estudio de los materiales antiguos, de hecho la palabra arqueología etimológicamente deriva del griego que significa estudio de lo viejo o antiguo, razón por la cual se producen esta confusión.

Sedimento: Conjunto de partículas de materiales que se acumulan en un terreno o en los fondos marinos o fluviales.

Tafocenósis: Es el conjunto de restos o señales de organismos que se depositaron y fosilizaron en conjunto.

Tafonomía: Disciplina que estudia las relaciones y procesos que le ocurren a un organismo desde que comienza el proceso de depositación en los sedimentos (es decir enterramiento natural) y las transformaciones que sufre hasta llegar a ser descubierto como fósil.

Bibliografía

Acosta-Hospitaleche C., C. Tambussi & J. Canto. 2005. Pingüinos (Aves, Spheniciformes) fósiles de la colección del Museo Nacional de Historia Natural, Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural* Chile 54: 141–151.

Alberdi M.T. & D. Frassinetti. 2000. Revisión y estudio de los restos fósiles de Chile (Gomphotheriidae): Cuvieronius hyodon, Pleistoceno superior. *Estudios Geológicos* 56: 197–208.

Alvarenga H.M.F. 1995. A large and probably flightless *Anhinga* from the Miocene of Chile. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 181:149–161.

Arratia G. & A. Cione. 1996. The record of fossil fishes of southern America. *Münchner Geowiss. Abh (A)* 30: 9–72.

Borrero L.A., F.M. Martín & A. Prieto. 1997. La cueva Lago Sofía 4, Última Esperanza: una madriguera de felino del Pleistoceno tardío. *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Humanas* 25: 103–122.

Canto J. 1991. Posible presencia de *Smilodon* en el Pleistoceno tardío de Magallanes. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Sociales* 20: 96–99.

Canto J. 2007. Physeteroidea (Cetacea: Odontoceti) fósiles en el neógeno de Chile. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural Chile* 359: 9–22.

Canto J., A. Crovetto & V. Covacevich. 2002. Hallazgo de *Pliopontos* sp. (Cetacea: Pontoporiidae) en el Neógeno de Chile. *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural Chile* 350: 28–37.

Canto J., R. Salas, M. Cozzuol & J. Yáñez. 2008. The aquatic sloth *Thalassocnus* (Mammalia, Xenarthra) from the late miocene of north-central Chile: biogeographic and ecological implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28(3): 918–922.

Canto J., J. Yáñez & J. Rovira. 2010. Estado actual del conocimiento de los mamíferos fósiles de Chile. *Estudios Geológicos* 66(2): 255–284.

Carrillo J., González-Barba M., F. Landaeta & S.N. Nielsen. 2013. Condrictios fósiles del Plioceno Superior de la Formación Horcón, Región de Valparaíso, Chile central. *Revista Chilena de Historia Natural*

86: 191–206.

Casamiquela R. 1999. The Pleistocene vertebrate record of Chile. En: *Quaternary of south america and antartic peninsula*. (Ed.) Jorge Rabassa & Monica Salemme. pp. 91–107.

Charrier R., D.A. Croft, J.J. Flynn, L. Pinto & A.R. Wyss. 2012. Mamíferos fósiles cenozoicos de Chile: implicancias paleontológicas y tectónicas. Continuación de investigaciones iniciadas por Darwin en América del sur. En: Veloso A & A.E. Spotorno (Eds.). *Darwin y la evolución: avances en la Universidad de Chile*: 281–315. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

Chong G. & Z. Gasparini. 1976. Los vertebrados Mesozoicos de Chile y su aporte geo-paleontológico. *Actas VI Congreso Geológico Argentino* 1: 45–67.

Darwin C. 1846. *Geological observations of the South American*. London: Smith, Elder and Co, 65 Cornhill, 279 pp.

Degenhardt C. 1839. *Pétrifications, Recueilles en Amérique*. Alexandre de Humboldt. Imprimiere de L' Academie Royale des Sciences, Berlin.

Desojo J.B. 2003. Redescripción del aetosaurio *Chilenosuchus forttae* Casamiquela (Diapsida: Arcosauria): presencia de Triásico continental en el norte de Chile. *Revista Geológica de Chile* 30(1): 53–63.

Encinas A., L.A. Buatois & K.L. Finger. 2008. Paleoecological and aleoenvironmental implications of a high-density Chondrites association in slope deposits of the Neogene Santo Domingo Formation, Valdivia, south-central Chile. *Ameghiniana* 1: 225–231.

Flynn J., A.R. Wyss, R. Charrier & C.C. Swisher. 1995. An Early Miocene anthropoid skull from the Chilean Andes. *Nature* 373: 603–607.

Flynn J.J., A.R. Wyss, D.A. Croft & R. Charrier. 2003. The Tinguiririca Fauna, Chile: biochronology, paleoecology, biogeography, and a new earliest Oligocene South American Land Mammal Age. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195(3–4): 229–259.

Gasparini Z. 1985. Los reptiles marinos jurasicos de América del Sur. *Ameghiniana* 22(1–2): 23–24.

Gasparini Z. & G. Chong. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodilia, Thalattosuchia) a marine crocodile from Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 153(3): 341–360.

González J., H. Niemeyer & J.L. Brussa. 2007. La Formación Quebrada Grande, del Ordovícico, Cordón de Lila (Región de Antofagasta, norte de Chile): significado estratigráfico y paleogeográfico. *Revista Geológica de Chile* 34(2): 277–290.

Jara-Soto E., C. Muñoz-Escobar & V. Jerez. 2007. Registro de Notiothauma reedi McLachlan 1877 (Mecoptera: Eomeripidae) en cadáveres en vertebrados en la comuna de Concepción, Chile. *Revista Chilena de Entomología* 33: 35–40.

Mayr G. & D. Rubilar. 2010. Osteology of a new giant bony-toothed bird from the Miocene of Chile, with a revision of the taxonomy of Neogene Pelagornithidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (5):

1313–1330.

McKenna M. & S. Bell. 1997. *Classification of mammals*. Above the species level. Columbia University Press, New York.

Mol D. & P.J.H. Van Bree. 2003. De Amsterdame collectie fossielen uit de Grot van Ultima Esperanza, Patagonië, Zuid-Chili. *Grondboor & Hamer* 2: 26–36.

Moreno K., D. Rubilar & N. Blanco. 2000. Icnitas de dinosaurios de la Formación Chacarilla, I y II Región, norte de Chile. *Ameghiniana, Suplemento* 37(4): 30R.

Moreno K., S. Valais, N. Blanco, A.J. Tomlinson, J. Jacay & J.O. Calvo. 2012. Large theropod dinosaur footprint associations in western Gondwana: Behavioural and palaeogeographic implications. *Acta Polonica* (57)1: 73–83.

Muizon C. 1993. Walrus-like feeding adaptation in a new cetacean from the Pliocene of Peru. *Nature* 365: 745–748.

Nielsen S. 2013. A new Pliocene mollusk fauna from Mejillones, northern Chile. P*aläontol Z* 87:33–66.

Nielsen S. & D. Frassinetti. 2007. The Neogene Volutidae (Gastropoda: Neogastropoda) from The Pacific coast of Chile. *Journal Paleontology* 81(1): 82–102.

Nuñez H., T.W. Stafford & D. Frassinetti. 2005. Primer registro de fósiles *Liolaemus* en Chile (Reptilia, Sauria). *Noticiario Mensual Museo Nacional de Historia Natural Chile* 356: 3–7.

Pérez E. 1985. Graptofauna de las formaciones Poquis y Aguada de la Perdiz. Lám. 1, pp. 84–85. En *Hoja Zapaleri, II Región de Antofagasta*. M.C. Gardeweg y C.F. Ramírez. Servicio Nacional de Geología y Minería (Chile), Subdirección Nacional de Geología, Carta Geológica de Chile (66).

Perfectti F. 2003. Especiación: modos y mecanismos. En: Soler M (Ed) E*volución: la base de la biología*: 307–321. Proyecto Sur de Ediciones S.L. España.

Philippi R.A. 1887. *Los fósiles terciarios i cuartarios de Chile*. Imprenta Brokhaus, Leipzig, 256 p.

Prevosti F.J., L.H. Soibelzon, A. Prieto, M. San Roman & F. Morello. 2003. The southernmost bear: P*ararctotherium* (carnivora, ursidae, tremarctinae) in the Lates pleistocene of southern patagonia, Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23(3):709–712.

Raup D.M. 1992. *Extintions: bad genes or bad luck.* W.W. Norton & Company, New York, 210 pp.

Raup D.M. & S.M. Stanley. 1978. *Principios de paleontología.* Editorial Ariel, México, 456 pp.

Rubilar D. 2003. Registro de dinosaurios en Chile. *Boletín Museo Nacional de Historia Natural Chile* 52: 137–150.

Rubilar D., R. Otero, R. Yury-Yañez, A. Vargas & C. Gutstein. 2012. An overview of the dinosaurs fossil record from Chile. *Journal of South American Earth Sciences* 37: 242–255.

Shultz M.R., A. Fildani & M. Suárez. 2003. Occurrence of the southernmost South American ichthyosaur (Middle Jurassic-Lower Cretaceous), Parque Nacional Torres del Paine, Patagonia, Southernmost

Chile. *Palaios* 18: 69–73.

Simpson G.G. 1985. *Fósiles e historia de la vida*. Prensa Científica S.A. España, 240 pp.

Tambussi C. & C. Noriega. 1996. Summary of the avian fossil record from the Southern America. Münchner Geowiss. *Abh (A)* 30: 245–264.

Walsh S.A. & J.P. Hume. 2001. A new Neogene marine avian assemblage from North-Central Chile. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21(3): 484–491.

Walsh S.A. & D. Naish. 2002. Fossil seals from Late Neogene deposit in South America: a new pinniped (Carnivora, Mammalia) assemblage from Chile. *Paleontology* 45(4): 821–842.

Williams E.M. 1998. Synopsis of the earliest cetaceans: Pakicetidae, Ambulocetidae, Remingtonocetidae and Protocetidae. En: Thewissen JGM (Ed): *The emergence of whales*: 1–28. Plenun Press, New York and London.

Wyman J. 1855. Description of a portion of the lower jaw and the tooth of *Mastodon andium*; also, of a tooth and fragment of the fémur of a *Mastodon* from Chile. *U.S.N. Ast. Exp. to the South Hemisphere* 2: 275–281.

Sección IV

Anexo

Anexo

El Proyecto Genoma Humano

Patricia Iturra
Laboratorio de Genética y Citogenética de Vertebrados,
Facultad de Medicina, Universidad de Chile.

Introducción

El Proyecto del Genoma Humano se inició oficialmente el 1º de octubre de 1990. La idea de conocer la secuencia del genoma humano surge varios años antes en Estados Unidos, cuando el Departamento de Energía de este país (*Department of Energy*, DOE) manifestó su interés en como detectar,utilizando las tecnologías de la manipulación del ADN, las mutaciones originadas por las radiaciones nucleares. Las tecnologías de secuenciación de la molécula de ADN comenzaron su desarrollo a mediados de la década del 70. En 1984 se inició una serie de reuniones de investigadores de diversos paises con el fin de debatir sobre cuales podrían ser para la humanidad, las ventajas de disponer del conocimiento de la secuencia completa del genoma y la consiguiente identificación de los genes.

A partir de 1985 se suceden diversas reuniones lideradas por el DOE junto con el Instituto Nacional de Salud (*National Institute of Health* U.S.A., NIH) y grupos de investigadores de diferentes países interesados en la compresión de la biología de las patologías humanas, base fundamental para el consecuente avance de la Medicina. Estos grupos de investigación

ya habian comenzado a estudiar el genoma humano con financiamento local de cada país como Francia, U.S.A, Japón, Alemania, Reino Unido, y China.Es así, como a fines de 1988, el Congreso de U.S.A. apoya la idea de generar un proyecto colaborativo internacional cuyo objetivo principal fue determinar la secuencia de ADN de referencia del genoma humano. Para la ejecución del Proyecto los paises mencionados formaron parte del ***International Human Genome Sequencing Consortium*** que involucró a 20 grupos de investigadores que tuvieron la responsabilidad de producir y dar a conocer la secuencia de nucleótidos que conforman el genoma humano.

James D. Watson, Premio Nobel de Fisiología y Medicina 1962, tuvo un rol relevante en la generación de este proyecto y fue el primer Director de la entidad internacional encargada de este Proyecto: *Human Genome Organization* (HUGO) y en 1993 lo sucedió Francis S. Collins como Director del *National Human Genome Research Institute* (NHGRI), institución que culminó el Proyecto.

Desarrollo

El Proyecto fue aprobado en 1990 y su duración fue proyectada para quince años, es decir, hasta el año 2005. Su financiamiento fue de 3 billones de dólares provenientes de fondos públicos (NIH y *Welcome Trust* de Londres).

Los principales objetivos fueron:

i. construir el mapa genético y físico del genoma humano,

ii. determinar la secuencia de los 3,2 billones de nucleótidos que contiene el genoma humano

iii. apoyar la secuenciacióm del genoma de organismos modelos en biología,

iv. desarrollar tecnologías para el secuenciamiento y

v. análisis del ADN y desarrollar el estudio de la ética y de las implicaciones legales y sociales de la investigación del genoma humano.

Toda la información que este proyecto fue generando debía ser transferida al público en general, incluyendo los centros de investigación de todo el mundo así como el sector de la industria principalmente farmacéutica.

Durante los primeros cinco años del proyecto los esfuerzos se centraron en el desarrollo de las herramientas necesarias para lograr con éxito la meta final propuesta. Los objetivos principales fueron la construcción de mapas genéticos o de ligamiento y de mapas físicos de todos los cromosomas del cariotipo humano (23 pares de cromosomas) y el desarrollo de tecnologías que innovaran los métodos para secuenciar el ADN.

Para la construcción del mapa de ligamiento del genoma humano fue preciso generar un gran número de marcadores moleculares de ADN que se distribuyeran a lo largo de cada cromosoma y que fueran sencillos de analizar en varios individuos de las familias reclutadas para los estudios de ligamiento genético. Se propuso generar un número de 1500 microsatélites, pero en el año 2003 estos marcadores ya superaban los 20.000 y se estima que en el genoma humano existen > 10^5 microsatélites distribuidos homogeneamente en los cromosomas. Los mapas de ligamiento describen la distancia relativa a que se encuentran dos loci a lo largo de un cromosoma, expresada como frecuencia de recombinación meiótica. Esta distancia estadística se describe en Unidades de Mapa o centimorgan (cM). El primer mapa de ligamiento del genoma humano fue publicado en 1992, por investigadores del Centro Généthon en Francia, utilizando 803 marcadores microsatélites.

El mapa físico, (Fig. 1) permite la reconstrucción del orden y la orientación de segmentos de ADN cuya secuencia es conocida y está clonada en vectores (son secuencias de ADN conocidas con capacidad para permitir que se inserte una molecula de ADN distinto, pueden ser de origen bacteriano), como también establece la distancia física entre estos segmentos, expresada en número de pares de bases nucleotídicas. Estos marcadores moleculares se conocen como STS (*Sequence-Tagged-Site*). La existencia de un mapa de ligamiento permite la identificación y la orientación de estos marcadores para la obtención del mapa físico. En 1993 se da a conocer el primer mapa físico del genoma humano gracias al trabajo de investigadores del Centro Généthon, quienes utilizaroncomo marcadores secuencias de ADN clonadas en vectores de cromosomas artificiales de levaduras (YACs).

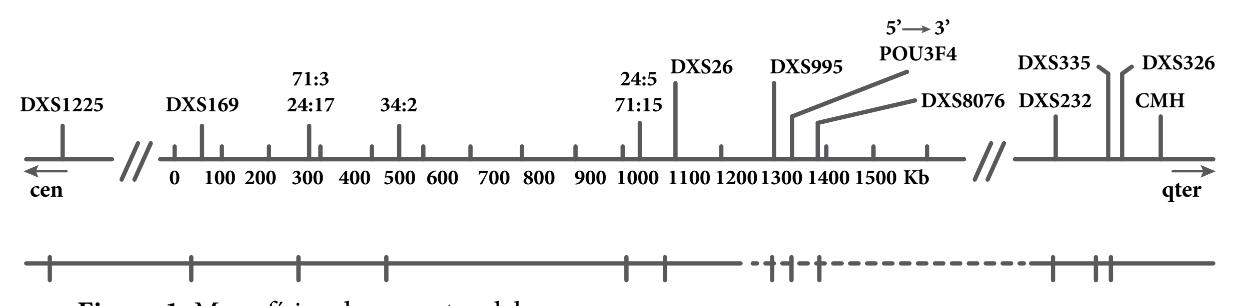


Figura 1. Mapa físico de un sector del genoma.

La evaluación del estado de avance del Proyecto del Genoma Humano realizada en 1993 mostró resultados importantes logrados en sus primeros 3 años de ejecución. Entre éstos estaba el avance en la secuenciación del genoma de organismos mas simples como bacterias y levaduras, entre otros. Por esta razón, se plantearon nuevos objetivos para el quinquenio 1993–1998. Entre estos objetivos estuvo el incremento de la resolución de los mapas genéticos, es decir, se propuso utilizar un mayor número de marcadores moleculares de manera que éstos se localizaran a una menor distancia relativa en cada cromosoma (2 a 5 cM entre marcadores). Para el mapa físico se proyectó identificar y localizar marcadores

STS cada 100 kb (1 kb = 1000 pares de bases nucleotídicas) en todo el genoma, lo que obligó a un intenso trabajo para desarrollar alrededor de 30.000 STS. Otro objetivo fue el diseñar nuevas tecnologías y estrategias para identificar genes codificantes para proteinas a partir de la secuencia de ADN genómico. La obtención de una secuencia de ADN es un conjunto de bases nucleotídicas en cierto orden, sin embargo, el desafío fue ¿cómo identificar en esa secuencia la presencia de un gen?.

El desarrollo y perfeccionamiento de las tecnologías de secuenciación de calidad óptima continuó siendo un objetivo prioritario, en especial la simplificación de las técnicas y la disminución en su costo.

Los resultados conseguidos por el Proyecto fueron analizados en 1998. El avance alcanzado en esta fecha superó las metas programadas en el plan quinquenal propuesto. En efecto, los mapas genéticos incrementaron su resolución llegando a localizar mas de 5.000 marcadores moleculares en los cromosomas humanos a una distancia promedio de 0.7 cM. Por su parte, el mapa físico del genoma humano ya en 1995 presentaba una cobertura del genoma del 75%, completándose con mas de 50.000 STS en 1998. La secuenciación del genoma también había experimentado un avance importante, ya se contaba con una secuencia de buena calidad de aproximadamente del 6% del genoma (180 Mb).

El Proyecto del Genoma Humano no sólo se abocó al análisis del genoma de nuestra especie, sino que además reconoció la importancia de la información que se obtiene del estudio de genomas de otras especies, lo que se conoce como Genómica Comparada (Fig. 2). Es así que la comparación entre genomas de diferentes especies posibilita, por ejemplo, la identificación de procesos biológicos conservados durante la evolución y la caracterización de la estructura y función de genes. Por esta razón, entre los objetivos propuestos para el período 1998–2003 estuvo completar la secuencia del genoma de bacterias y levaduras iniciándose además el análisis del genoma de la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*) y del ratón de laboratorio (*Mus musculus*). Sin embargo, el avance en los resultados, llevaron a proponer una nueva meta de finalización del proyecto del Genoma Humano para el año 2003. El objetivo principal para el período 1999–2003 fue completar la secuencia de referencia del genoma humano, adelantandose a lo propuesto en el proyecto original debido pincipalmente al enorme desarrollo e innovación en los equipos y técnicas de secuenciación del ADN y a la disminución notable en el costo de estos procedimientos.

El avance significativo del proyecto en pocos meses también se debió a otros hechos, como nos señala la historia de este desafío de investigación colaborativa. Paralelamente al trabajo del Consorcio Internacional financiado con fondos públicos se generó la empresa biotecnológica Celera Genomics, por iniciativa del biólogo y empresario Craig Venter, que

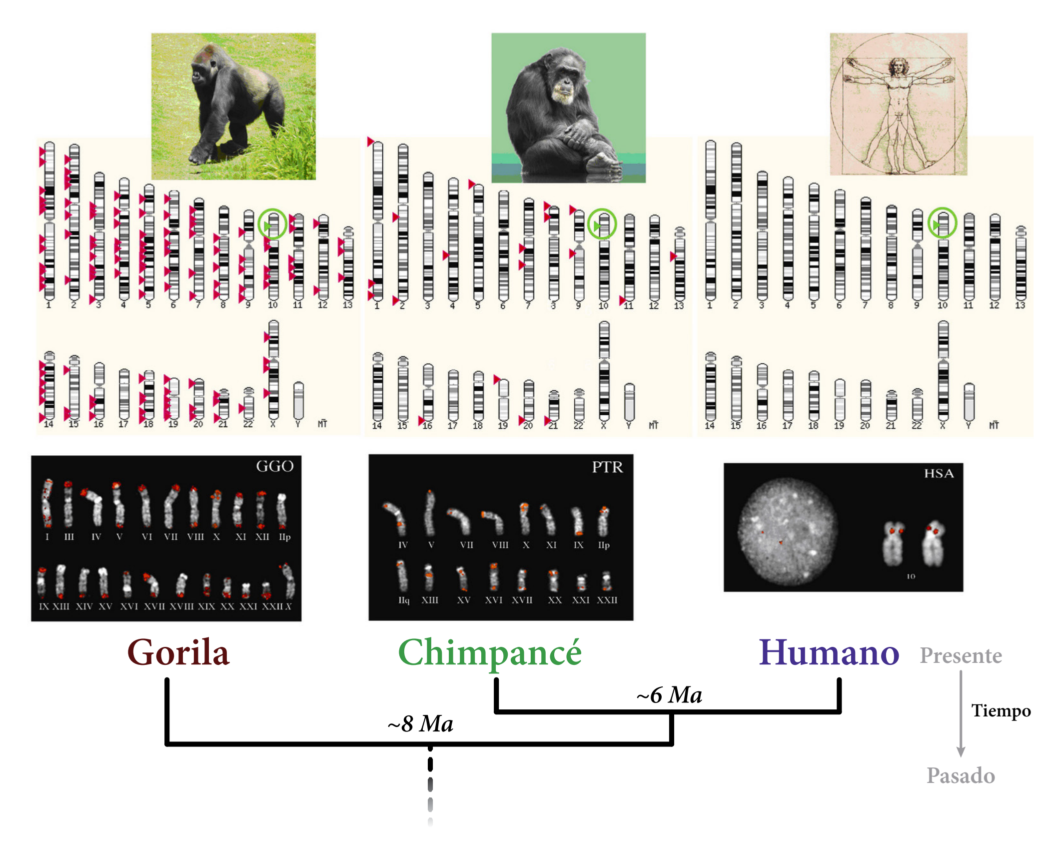


Figura 2. Comparación de genomas de Humano, Chimpancé y Gorila.

con fondos privados, estrategias y objetivos algo diferentes a los del Consorcio emprendió también la tarea de secuenciar el genoma humano. El Consorcio decidió apurar la obtención de resultados principalmente en el descubrimiento de genes, junto con el desarrollo de bases de datos públicas para una rápida difusión de la nueva información genómica generada.

El 26 de junio de 2000 se da a conocer al mundo que el primer borrador de la secuencia del genoma humano se ha completado. Esta noticia fue comunicada en forma simultánea por el Presidente Bill Clinton y el Primer Ministro del Reino Unido Anthony Blair. La secuencia liberada corresponde al 96% de la información contenida en la secuencia de bases del ADN humano, restando aun regiones del genoma por descifrar, debido a su complejidad estructural. Los resultados detallados de este primer borrador fueron publicados simultáneamente por el *International Human Genome Consortium*. ***Initial sequencing and analysis of the human genome*** (Nature, 2001); y por J.C. Venter *et al*. ***The sequence of the human genome*** (Science, 2001).

La versión final de la secuencia del genoma humano fue dada a conocer el 14 de abril de 2003 por el Consorcio Internacional para la Secuenciación del Genoma Humano encontrándose desde ese día disponible en bases de datos públicas. Esta secuencia, correspondiente al 99% del genoma, es una secuencia de gran calidad en términos de su exactitud, es decir,

con un bajo índice de error y de su continuidad, es decir existen menos de 400 regiones en los cuales no fue posible obtener una secuencia confiable, por las limitaciones técnicas de la época.



Figura 3. Junio 26, 2000. Comunicación oficial del primer borrador de la secuencia de DNA del Genoma Humano. Al centro, el Presidente de EE.UU. Bill Clinton, a su derecha el Dr. Craig Venter y su izquierda, el Dr. Francis Collins.

Resultados del Proyecto de secuenciación del Genoma Humano

Un resumen de los principales resultados de este primer borrador de la secuencia del Genoma Humano indica que:

1. El genoma tiene un tamaño, aproximado de $3,2\times10^3$ megabases (Mb = 1 millón de pares de bases), es decir, tres mil doscientos millones de pares de bases nucleotídicas en cada una de las células del organismo. Esta cifra corresponde al genoma haploide (como el que encontramos en los gametos), por lo tanto, las células somáticas contienen el doble de ADN.

2. Es posible distinguir distintos tipos de secuencias de ADN en el genoma . Por una parte, están las secuencias que constituyen los genes codificantes para proteínas y aquellas secuencias relacionadas con la estructura de los genes, como por ejemplo, los exones, los intrones, otras secuencias que no se traducen pero que contienen elementos que regulan la expresión de los genes, como los promotores de los genes, etc. y por otra, el ADN que está entre los genes o extragénico que no codifica para proteínas. Este último tipo de secuencias constituyen alrededor del 70% del genoma humano. mientras que el ADN relacionado con genes codificantes para proteínas corresponde al 30% . Al considerar solo los exones, es decir, las secuencias que finalmente serán traducidas a proteínas, encontramos que éstas corresponden a no más de un 2% del total del genoma humano. No se incluyen en esta cifra los genes que codifican para ARN ribomal (ARN que formará parte de los ribosomas) ni para los ARN de transferencia. Tampoco se incluyen los genes que dan lugar a los micro-ARN

(miARN) o ARN interferente, de los cuales se han identificado mas de 300 genes en el genoma humano cuya importante función se relaciona con la regulación de la expresión génica.

3. El número de genes codificantes para proteínas es alrededor de 30.000, cifra que los últimos estudios reducen a no mas de 25.000 genes.

4. La secuencia de ADN entre dos individuos es 99,9% idéntica, sin embargo se debe consirar que el 0.1% de variación de bases nucleotídicas del ADN entre individuos es un número no menor considerando el tamaño del genoma humano

5. Alrededor del 50 % del ADN corresponde a secuencias repetidas de distinta complejidad, en tanto que en organismos como un gusano nematodo es de 7% y en *Drosophila* es de 3%.

6. Los genes codificantes para proteínas tienen diferentes tamaños así también es variable el número de intrones que forman parte de la estructura de estos genes.

Conclusiones

El Proyecto de secuenciación del Genoma Humano es considerado el proyecto colaborativo mas importante que se ha realizado hasta la fecha en investigación Biomédica. No solo se reveló la estructura del genoma humano sino que además permitió el desarrollo tecnológico en la manipulación del ADN, el diseño de nuevas herramientas de análisis de enormes cantidades de información genómica y la creación de bases de datos potenciando una disciplina fundamental que hoy conocemos como Bioinformática. En el ambito biomédico los investigadores cuentan con información que se actualiza dia a dia, apoyando asi sus investigaciones contribuyendo ala identificación de genes involucrados en diversas patologías. En efecto, se han descubierto mas de 1700 genes responsables de enfermedades humanas y se está avanzando en el desarrollo de pruebas precisas de diagnóstico genético. Estas pruebas también son útiles en la estimación el riesgo genético de una persona, lo cual puede permitir la prevención oportuna de determinadas patologias. Además del conocimiento de la estructura del genoma humano, el paso siguiente ha sido conocer acerca del funcionamiento y regulación de la expresión de los genes que se conoce como Genómica Funcional o Transcriptómica. En este caso se busca identificar los conjuntos de genes que subyacen a procesos celulares fundamentales y ayudar a comprender la interacción entre los genes, dilucidando el funcionamiento de las vias metabólicas o de transducción de señales importantes en la fisiología de células y tejidos.

Entre las inicativas importantes derrolladas despúes del año 2003, esta el *International HapMap Project* y el *1000 Genomes Project Consortium*. Estos proyectos se han desarrollado gracias a la existencia de un genoma humano de referencia, a las innovaciones en las técnicas de secuenciación del ADN que han disminuido el tiempo en la obtención de los datos y de los costos en los procedimientos, asi como el apoyo del gran desarrollo bioinformático y el

talento de los investigadores para trabajar en forma colaborativa. El *Intenational HapMap Project*, en el cual participan varios paises, ha tenido como objetivo generar un mapa de haplotipos del genoma humano, esto es identificar aquellas combinaciones de alelos de loci que se encuentran próximos en un cromosoma y que se heredan juntos. Se busca "*describir los patrones de la variación de secuencias del ADN humano, información relevante en la búsqueda de genes que afectenla salud , las enfemedades , la respuesta a fármacos y a factores ambientales*". La información que se ha generado en este Proyecto esta disponible universalmente y ha sido fundamental para el avance de la identificación de genes asociados a patologías humanas.

En el año 2008 se inicia el Proyecto colaborativo 1000 Genomas cuyo objetivo ha sido caracterizar las variaciones del genoma humano entre diferentes poblaciones, conocimiento importante que ayudará a la comprensión de la *"base genética de las enfermedades"*. En el 2012 se publica los resultados del análisis de la secuenciación de 1092 genomas de individuos de 14 poblaciones humanas de Europa, Este Asiático, Africa y América en que se observa patrones de variación genética particulares para cada población. Este proyecto está finalizando, sin embargo, se puede especular que nuevas iniciativas seran propuestas en proyectos colaborativos como los señalados.

Todo el desarrollo cientifico y tecnológico de la investigación genómica liderado por los estudios del genoma humano, además ha trascendido a los estudios genómicos tanto en plantas como animales que se cultivan . Entre los genomas estudiados en plantas está el del maíz (*Zea mays*), arroz (*Oryzia sativa japonica*), la uva de la cual se produce el vino (*Vitis vinifera*) y la papa (*Solanum tuberosum*), entre otros. Entre los animales domésticos podemos mencionar al cerdo (*Sus scrofa*), la vaca (*Bos taurus*), el pollo (*Gallus gallus*) y el salmón (*Salmo salar*), entre otros. El conocimiento del genoma de estas especies es muy importante en la búsqueda de genes que puedan estar asociados a rasgos de interés productivo, de modo de hacer mas eficiente sul cultivo y finalmente, la producción de alimento.

Es importante mencionar que el estudio de los genomas de diversas especies, tanto en su estructura como funcionamiento, es fundamental en los estudios de Genómica Comparada y entrega valiosa información en el ambito de la Biología Evolutiva, constituyendo un conocimiento básico para la comprensión de los procesos de diversificación de las especies y de la Evolución.

Bibliografía

The 1000 Genomes Project Consortium. 2012. An integrated map of genetic variation from 1,092 human genomes. *Nature* 491: 56–65.

Páginas web de interés

1000 Genomes Project (1000 Genomes)**.** The goal of the 1000 Genomes Project is to find most genetic variants that have frequencies of at least 1% in the population studied.

Ensembl Project (e!Ensembl)**.** The goal of Ensembl is automatically annota the genome, integrate this annotation with other biological data and make all this publicly avalaible via the web.

International HapMap Project (HapMap)**.** The goal of the International HapMap Project is to compare the genetic sequences of different individuals to identify chromosomal regions where genetic variants are shared.

National Center for Biotechnology Information (NCBI)**.** Genome: this resource organizes information on genomes including sequences, maps, chromosomes, assemblies, and annotations.



Esta página ha sido intencionalmente dejada en blanco.



Tachuris rubrigastra

En Chile, el material didáctico sobre biología evolutiva, para los colegios secundarios, básicos e incluso a nivel universitario es escaso. Por otro lado, el escenario de la enseñanza de la Evolución es deficitario, debido a que la mayoría de las instituciones formadoras de profesores, no están preparadas para la enseñanza de esta disciplina y a la carencia de oportunidades de perfeccionamiento de los profesores en Evolución. Este contexto genera una barrera insalvable que impide a nuestros docentes tener una visión actualizada de la Teoría Evolutiva.

Considerando este escenario es que la Sociedad Chilena de Evolución (**SOCEVOL**) y la European Society Evolutionary Biology (**ESEB**), en su misión de generar iniciativas que promuevan el conocimiento de la Teoría de la Evolución, se han unido para generar el libro ***"Introducción a la Biología Evolutiva"***, el que tiene como finalidad presentar de una manera didáctica una visión actualizada de la teoría evolutiva.


ISBN: 978-956-353-771-0